А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 58

11

НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1973

УДК 51 : 58.08 : 581.9 (084.3—36)

Л. И. Малышев

# ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

L. I. MALYSHEV. FLORISTIC SUBDIVISION ON THE BASIS OF QUANTITATIVE CHARACTERS

Флористическое районирование исходит из учета характерных и специфичных видов растений. Оно может быть осуществлено с помощью метода корреляционных плеяд. Рекомендуется основывать выделение районов и округов на повидовом анализе флоры, при этом важными характеристиками являются встречаемость и активность видов. Выделение провинций и областей может быть основано на сопоставлении родовых и семейственных флористических спектров.

## Введение

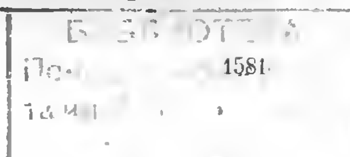
Перспективно основывать флористическое районирование на объективных критериях, полученных из анализа видового, родового и семейственного состава флоры. Для правильного подразделения территории многое дает анализ как характерных, так и специфичных растений. Характерные растения отличаются повышенной активностью (см. ниже) и играют большую ландшафтную роль, являясь главными компонентами растительного покрова территории. В отличие от них специфичные растения в ряде случаев могут играть вспомогательную роль в сложении растительного покрова, но в то же время являться индикаторами местной флоры. В частности, к специфичным растениям относятся эндемичные и реликтовые виды, роды и семейства.

Флористическое районирование исходит из особенностей самой флоры, т. е. всего комплекса видов, образующих растительный покров данной территории. В отличие от него фитоценотическое, или геоботаническое, районирование строится на основе учета и специфики ландшафтообразующей роли растительных сообществ в пределах той или иной территории, а также на оценке эдификаторной и доминантной роли в сообществах отдельных таксонов из состава местной флоры, которые в силу своей повышенной активности создают внешний облик растительного покрова.

Из-за различия исходных предпосылок флористическое районирование в конкретных случаях не всегда совпадает с фитоценотическим. В частности, флористическое районирование гораздо больше отражает различия в особенностях исторического становления растительного покрова на выделах территории, тогда как фитоценотические районы в основном отражают влияние современных физико-географических условий на облик растительного покрова.

Оба подхода (флористический и фитоценотический) сочетаются при разработке ботанико-географического районирования. Последнее учитывает особенности не только флоры или фитоценозов, а исходит из анализа растительного покрова в целом. В итоге ботанико-географическое районирование часто вполне удовлетворяет практическим запросам как флористов, так и фитоценологов.





### Выделение районов и округов

Сходство и различие в и д о в о г о состава растений в отдельных частях исследуемой территории является главным основанием для выделения флористических районов и округов.

Попытку использовать количественные показатели для флористического районирования предприняли Е. В. Баранова, Н. А. Миняев и В. М. Шмидт (1971). Территорию Псковской области они разделили на квадраты, около 1000 км $^2$ каждый. При определении размера квадрата авторы стремились удовлетворить два противоположных условия: «С одной стороны, он должен быть достаточно мал, чтобы обеспечить желаемую точность районирования, а с другой — достаточно велик, чтобы свести к минимуму влияние неизбежной даже при хорошей изученности территории неполноты сбора материала» (стр. 33—34). Из всего состава флоры авторы выбрали для анализа только виды, имеющие на территории области границу своего распространения. Были составлены точечные карты ареалов этих растений. Нахождение вида в каждом квадрате определено наложением кальки с сеткой квадратов на карту ареала. Для измерения флористического сходства отдельных пар квадратов во всех комбинациях использован коэффициент Чекановского—Сёренсена.

Для синтеза аналитических данных авторы (Баранова, Миняев, Шмидт) сочетали метод максимального корреляционного пути, или дендрита (Выханду, 1964; Василевич, 1969 : 160—161), с методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1960, и др.) по способу С. Р. Вельдре (1964), но вместо коэффициентов корреляции учитывали коэффициенты сходства. Они исходили из того, что максимальный корреляционный путь представляет собою остов единой корреляционной плеяды, связывающей все квадраты на уровне наиболее слабой в пределах этого остова связи. Последовательно разрушая наиболее слабые связи, можно разделить его на дочерние плеяды, которые затем можно надстроить за счет присоединения связей, которые по значению выше минимального уровня данной дочерней плеяды.

В результате удалось разделить Псковскую область на семь флористических районов, относящихся к двум округам. Выделенные районы совпали с глазомерно разработанной ранее схемой, но было достигнуто уточнение границ районов. Флористическая целостность выделенных районов (крепость плеяд) оценена по средним арифметическим значениям *коэффициентов сходства* между всеми квадратами, входящими в состав того или иного района.

На наш взгляд, опыт использования количественных показателей для разработки флористического районирования Барановой, Миняева и Шмидта (1971) заслуживает высокой оценки. Однако методику работы можно было упростить. Район не может состоять из территориально разобщенных частей, и к одному флористическому району (округу и т. д.) могут относиться лишь сопредельные части территории. По этой причине метод максимального корреляционного пути, или дендрита, представляется излишним, и на вооружении остается метод корреляционных плеяд. Практически будет достаточным сравнение лишь примыкающих друг к другу частей территории.

Под корреляционной плеядой П. В. Терентьев (1960) понимал «группу признаков, связанных вместе на определенном уровне корреляции» (стр. 30). Мощность плеяды определяется числом входящих в нее членов, а крепость равна среднему арифметическому значению внутриплеядных коэффициентов корреляции. При этом с увеличением мощности плеяды крепость ее падает. По форме или конструкции могут быть три типа плеяд, развернутых на плоскости: цепь, звезда и сеть. Как отметил С. Р. Вельдре (1964), метод корреляционных плеяд не лишен недостатков, так как не принимает во внимание слабые связи, уровень выделения плеяд субъективен, а переход от одного уровня к другому совершается неплавно.



Составляющие флористический район участки территории в типичном случае представляют собою корреляционную плеяду в виде сети. Вся область исследования — это генеральная корреляционная плеяда, состоящая из мозаично прилежащих друг к другу дочерних плеяд, соответствующих районам. Чем контрастнее различия при переходе от одного района к другому, тем легче устанавливается граница и тем более конкретной она является.

Критерий крепости корреляционных плеяд, определяемый на основе учета связи между всеми элементами плеяды, в том числе между расположенными в противоположных частях района, позволяет отчасти судить, насколько удачно определены рубежи для разделения флористического континуума. Поскольку крепость плеяды падает с увеличением ее мощности, можно ожидать, что более крупный из двух районов окажется при прочих равных условиях менее однородным, чем более мелкий район. Равным образом флористические округа будут отличаться от слагающих их районов в среднем более низким уровнем внутренней корреляционной связи. В будущем, возможно, удастся условно установить суммарные критерии, основанные на учете крепости и мощности плеяд, для определения ранга выделов в иерархии флористического районирования. Большую практическую помощь может оказать электронная вычислительная машина.

Разделение территории на квадраты с целью флористического районирования предполагает довольно высокий уровень предварительного обследования на всем ее протяжении. Для полевого обследования обширных и труднодоступных территорий может быть рекомендован разработанный А. И. Толмачевым (1970а, и др.) метод конкретных флор.

К о н к р е т н а я ф л о р а играет роль эталона, пригодного для сравнения. В случае удачного выбора участка для обследования она позволяет судить о флоре более обширной территории. Списки растений для каждой из конкретных флор являются основой для определения меры их сходства—различия и позволяют сгруппировать сходные конкретные флоры в корреляционные плеяды, соответствующие выделам флористического районирования.

Нужно стремиться к тому, чтобы для анализа использовались лишь конкретные флоры, расположенные на более или менее равном расстоянии друг от друга. Иначе может получиться, что между двумя соседними, но удаленными друг от друга конкретными флорами будет определен низкий показатель сходства и они могут быть ошибочно отнесены к разным районам. Между тем включение в исследование промежуточной по положению конкретной флоры выявит тесную связь между нею и двумя первыми конкретными флорами в континууме, что будет свидетельствовать о принадлежности всех трех к одной корреляционной плеяде.

Строго говоря, метод корреляционных плеяд основан на применении классического линейного коэффициента корреляции, который выражает тесноту связи между сравниваемыми признаками. Вместо него во флористических исследованиях могут быть использованы особые показатели сходства—различия, вычисленные по эмпирическим формулам, предложенным Жаккаром, Чекановским, Экманом и другими исследователями. Критическое рассмотрение этих коэффициентов в данной статье едва ли уместно. Отметим лишь, что для определения показателей сходства—различия предварительно необходимо иметь полные флористические списки, на основе которых устанавливается количество видов, присущее каждой флоре в отдельности, а также общее количество видов, свойственное обеим флорам (не сумма и не количество общих видов!). На основании этих исходных данных в случае необходимости можно легко определить также количество специфичных видов для каждой из сравниваемых флор.

В квадратах равной величины или в конкретных флорах, исследованных на более или менее равных по площади участках, можно надеяться зарегистрировать примерно одинаковое количество видов. В этом случае не так существенно, какой из предложенных исследователями показа-

телей сходства или различия будет использован. Другое дело, когда учитывается не весь состав флоры, а только редкие виды или имеющие в пределах исследованной территории границу ареала, или же когда сравниваются конкретные флоры, значительно отличающиеся друг от друга по величине участка или физико-географическим условиям. Тогда могут быть получены разновеликие флористические списки, и можно ожидать, что в вычисленных по эмпирическим формулам показателях сходства (различия) будет отражено не только качественное различие в составе флоры двух участков, но также различие части и целого, поскольку меньшая по величине флора может рассматриваться в известных пределах как часть большей соседней флоры. При разновеликости флористических списков лучший результат дают коэффициенты сходства и различия, определенные по каноническому уравнению, которое предложено Престоном на основе теоретических расчетов (Preston, 1962).

Привлечение критерия в с т р е ч а е м о с т и делает флористическое районирование более обоснованным. В этом случае формализм, неизбежный при сравнении «голых» флористических списков, уступает место оценке роли характерных (массовых) и специфичных видов растений. Встречаемость растений легко установить и можно выразить в долях единицы или процентах, если территория обследования разделена на квадраты одного размера, например со стороной 2 км во флоре графства Хертфордшир, 5 км для графства Беркшир или 10 км для Великобритании в целом. В случае же глазомерной оценки могут быть использованы следующие характеристики встречаемости видов: (1) очень редкий, (2) редкий, (3) довольно редкий или довольно обычный, (4) обычный, (5) весьма обычный. При обследовании флоры не одним, а несколькими исследователями расхождения в субъективных оценках могут быть значительными. Тогда целесообразно оценивать встречаемость по трехбальной шкале, которой будут соответствовать характеристики видов: (1) редкий, (2) довольно редкий или довольно обычный, (3) обычный.

Встречаемость видов во флоре подчиняется распределению Пуассона и лишь в частных случаях может представлять собою нормальное распределение. Когда фактическое распределение значительно отличается от нормального, необходимо вносить соответствующие поправки при вычислении линейного коэффициента корреляции (Грейг-Смит, 1967).

Встречаемость является частным выражением а к т и в н о с т и, и в этом заключается ее биологический смысл. Б. А. Юрцев (1966 : 5) дает следующее определение: «Под активными видами я подразумеваю преуспевающий элемент флоры, противостоящий реликтовым ее элементам. Эколого-биологические свойства активных видов соответствуют общей ландшафтно-климатической обстановке данной территории, и это находит свое выражение в повышенной численности таких видов, значительной широте их экологической амплитуды, более равномерном распределении их по территории, — то есть в более интенсивном освоении этими видами данного ландшафта». Следовательно, об активности видов можно судить по интегральному выражению встречаемости («широте их экологической амплитуды, более равномерном распределении их по территории») и обилия («повышенной численности»).

Встречаемость и обилие не независимы друг от друга, так как лишь по-разному выражают собою активность видов. Так, в конкретной флоре в районе озер Кая-Кюёль на северо-востоке горного массива Путорана коэффициент корреляции между встречаемостью и обилием 246 видов растений равен +0.32.

Исходя из изложенного выше представления об активности видов, совместно с Ю. Н. Петроченко мною предложена следующая формула для определения активности видов ($A$) на основе показателей встречаемости ($F$) и обилия ($D$):

$$A = \sqrt{F \cdot D}.$$



Практически за величину $D$ следует принимать среднее обилие вида в наиболее характерных для него растительных сообществах. Определяется оно путем прямых подсчетов количества особей или побегов на пробных площадках, как это принято в фитоценологических методиках. Такой прямой подсчет содействует познанию структуры растительных сообществ. Но он едва ли правильно ориентирует исследователя в случаях, когда требуется сравнить роль видов растений, значительно отличающихся по величине их тела. Поэтому для нужд флористического анализа более пригодно глазомерное определение обилия видов по пятибалльной шкале Друдэ со следующими условными обозначениями: (1) un., (2) sol., (3) sp., (4) cop., (5) soc.

Вычисленная по предлагаемой формуле величина активности достаточно неопределенна и в таком виде вряд ли может служить в качестве строгой количественной характеристики. Она нуждается в дополнительном обосновании.

При обозначении встречаемости по 10-балльной шкале, а обилия по 5-балльной шкале удельная роль фактора встречаемости при расчетах активности будет в 1.41 раза больше, чем роль фактора обилия. Такая исходная предпосылка условна. В соответствии с нею возможная максимальная величина активности округленно равна 7 (квадратный корень произведения 10 и 5). Следовательно, активность будет выражаться в условных единицах по 7-балльной системе. Активность может быть определена по следующей таблице.

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Величина произведения встречаемости на обилие: . . . . | 1—2 | 3—6 | 7—12 | 13—20 | 21—30 | 31—42 | 43—50 |
| Активность (в баллах) . . . | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |

Не исключено, что в будущем удастся найти более точные критерии для определения активности видов. Как бы то ни было, флористические списки с обозначенными в них показателями активности видов пригодны для определения коэффициентов линейной корреляции между участками исследованной территории. В свою очередь это позволяет разделить территорию на районы и округа методом корреляционных плеяд. Полученное районирование по существу приближается к комплексному ботанико-географическому районированию, так как основано не только на флористических признаках (состав и встречаемость видов во флоре), но и на важном фитоценологическом показателе, каковым является обилие вида в его главных сообществах.

Очевидно, что любая схема флористического или ботанико-географического районирования, разработанная на основе количественных показателей, нуждается в наполнении к а ч е с т в е н н ы м содержанием. В частности, для каждого из ботанико-географических районов и округов необходимо отметить особенности растительного покрова — назвать характерные и специфичные виды растений и главные растительные сообщества. Для горных стран потребуется также указать особенности вертикального распределения растительного покрова (поясность); важными показателями являются уровень верхней границы леса, состав древесных пород у верхнего предела существования, соотношение альпийско-луговой и горно-тундровой растительности.

**Выделение провинций и областей**

Масштабу районирования должна соответствовать детализация исходных данных. Если для выделения районов и округов необходим повидовой учет флоры, то в случае крупных единиц районирования более уместен учет флоры на уровне родов и даже семейств растений. Это связано с тем, что в районировании выделы крупного ранга значительно отличаются друг от друга по видовому составу растений, в результате сходство уступает место существенному различию. Кроме того, сопоставление

обширных флористических списков, включающих тысячи видов растений, представляет собою слишком трудоемкую задачу.

Некоторые роды и семейства особенно богаты видами и занимают главное место в сложении флоры, тогда как другие представлены одним или несколькими видами. Поэтому при выделении провинций и областей целесообразно сравнивать друг с другом не «голые» списки родов или семейств, а флористические спектры. Для составления спектра роды или семейства ранжируют в зависимости от количества видов, которое они содержат. В начале списка будут находиться наиболее богатые роды или семейства, а в самом конце содержащие только по одному виду.

Классический линейный коэффициент корреляции не применим без специальных поправок для сравнения флористических спектров. Он измеряет тесноту связи между статистическими выборками, подчиняющимися нормальному распределению, тогда как флористические спектры близки к распределению Пуассона. Для выражения сходства флористических спектров наиболее пригоден коэффициент ранговой корреляции Кендэла, или так называемый тау-коэффициент (Kendall, 1948).

Коэффициент Кендэла применил Гент для сравнения почвенной фауны в различных лесных ценозах (Ghent, 1963). Этот же коэффициент применил Л. И. Малышев в статье «Флористические спектры Советского Союза» (1972). М. А. Заки и В. М. Шмидт (1972) с успехом использовали коэффициент Кендэла для анализа семейственных флористических спектров некоторых региональных и локальных флор стран южного Средиземноморья, а О. В. Ребристая и В. М. Шмидт (1972) — для выявления по семейственным спектрам структуры конкретных флор на крайнем Северо-Востоке европейской части СССР.

На практике нет надобности использовать для анализа весь флористический спектр, но достаточно учесть лишь его начальную часть, состоящую, например, из 7, 10, 15 или 20 главных родов или семейств. Остальные члены спектра как менее представительные играют во флоре подчиненную роль, а их статистический анализ мало эффективен, так как многие из них должны иметь в соответствии с распределением Пуассона одинаковый ранг с соседними членами спектра.

В связи с тем, что для анализа избирается головная часть спектра, коэффициенты ранговой корреляции сравнимы лишь в случае, если вычислены на основе сопоставления пар спектров с равным количеством членов. По стандартным таблицам (см. Грейг-Смит, 1967, приложение II, табл. 8) при необходимости нетрудно установить статистическую достоверность вычисленных коэффициентов. Но едва ли «недостоверные» согласно таблице результаты являются таковыми в действительности. Дело в том, что полный флористический спектр, составленный для хорошо изученной территории, приближается по своему характеру к генеральной совокупности, так что критерий достоверности различий становится излишним. Когда для анализа используется только головная (главная) часть спектра, как наиболее репрезентативная (представительная), тогда результат практически должен быть достоверным даже при небольшом (7—20) количестве членов. Табличные данные о достоверности результата сравнения были бы справедливы лишь в случае, если бы семейства или роды выбирались из полного списка для анализа рэндомизированно (наугад).

Вычисленные коэффициенты ранговой корреляции позволяют разделить территорию на части, соответствующие флористическим провинциям и областям. Для этого необходимо из генеральной корреляционной плеяды вычленить дочерние плеяды путем разрыва более слабых корреляционных связей.

Родовые спектры отражают внутреннюю структуру флоры, сформированную под влиянием исторических причин. В отличие от них семейственные спектры отражают более общие (физиономические) особенности флоры, обусловленные как зональным положением, так и историей развития флоры континентов с отдаленных времен. В силу такого различия родовые спектры более приемлемы для установления выделов районирования среднего ранга, какими являются провинции, а семейственные спектры для установления крупных подразделений районирования, какими являются флористические области.



При анализе конкретного флористического материала методом ранговой корреляции применительно к семейственным флористическим спектрам Ребристая и Шмидт (1972) нашли, что на относительно низких уровнях корреляционной связи более четко проявляются зональные, а на более высоких уровнях — провинциальные особенности флоры. Тем не менее, на наш взгляд, едва ли целесообразно осуществлять все районирование, сверху донизу, на использовании семейственных флористических спектров. Как мы уже говорили выше, для выделения районов и округов более уместен повидовой учет флоры, а для выделения провинций — анализ родовой структуры флоры. Это особенно очевидно в связи с тем, что система районирования может включать многие дробные подразделения. Так, В. Б. Сочава (1972) предлагает использовать для нужд геоботанического районирования следующие градации (фитоценохоры): геоботанический пояс, группа областей, области, зоны, подзоны, провинции и округа (макрофитоценохоры), не говоря уже о микрофитоценохорах (районы, микрорайоны).

В некоторых случаях, например для сравнения флоры различных континентов и природных зон, дополнительно могут быть использованы семейственно-родовые спектры, в которых семейства расположены в порядке уменьшения их богатства родами.

Недостатком районирования на основе флористических спектров является учет только характерных родов и семейств как наиболее представительных. Между тем некоторые другие роды или семейства могут быть бедны видами, но в то же время являться специфичными для флоры той или иной территории. Этот пробел отчасти может быть восполнен в качественной характеристике территориальных флористических выделов. Следует также иметь в виду, что в высоких географических широтах главные семейства спектра охватывают больший процент видового состава флоры, чем равное количество главных семейств во флорах низких широт (Толмачев, 1970б). Сходная закономерность, видимо, прослеживается и в случае родовых флористических спектров.

## Выводы

1. Предпосылкой флористического районирования является анализ характерных и специфичных растений. Сходство и различие видового состава растений служит основой для выделения районов и округов методом корреляционных плеяд.

2. Предложенные исследователями эмпирические формулы пригодны для оценки сходства и различия при условии равенства флористических списков. В других случаях лучший результат дает каноническое уравнение Престона.

3. Учет встречаемости и активности видов позволяет использовать классический линейный коэффициент корреляции и получать более обоснованное районирование.

4. Разделение территории на флористические провинции и области может быть достигнуто путем анализа родовых и семейственных флористических спектров с использованием коэффициента ранговой корреляции Кендэла и последующего применения метода корреляционных плеяд.

Автор весьма признателен В. И. Василевичу за ценные замечания, сделанные при просмотре рукописи.

## ЛИТЕРАТУРА

Баранова Е. В., Н. А. Миняев и В. М. Шмидт. (1971). Флористическое районирование Псковской области на фитостатистической основе. Вестн. ЛГУ, 9 : 30—40. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. —

Вельдре С. Р. (1964). О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки. В сб.: Применение математических методов в биологии, 3 : 75—85. — Выханду Л. К. (1964). Об исследовании многопризнаковых биологических систем. Сб.: Применение математических методов в биологии, 3 : 19—22. — Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Заки М. А. и В. М. Шмидт. (1972). О систематической структуре флор южного Средиземноморья, 1. Вестн. ЛГУ, 9 : 57—69. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В сб.: История флоры и растительности Евразии. — Ребристая О. В. и В. М. Шмидт. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11 : 1353—1364. — Сочава В. Б. (1972). Картография растительности как иерархия динамических систем. В сб.: Геоботаническое картографирование : 3—18. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: Применение математических методов в биологии, 1 : 27—36. — Толмачев А. И. (1970а). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9 : 71—83. — Толмачев А. И. (1970б). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15 : 62—74. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, 19. — Ghent A. W. (1963). Kendall's «Tau» coefficient as an index of similarity in comparisions of plant or animal communities. Canad. Entomologist, 95, 6 : 568—575. — Kendall M. G. (1948). Rank correlation methods. — Preston F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 43, 2—3 : 185—215, 410—431.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения АН СССР, Иркутск.

(Получено 9 X 1972).

---

SUMMARY

A floristic subdivision may be made by means of the method of correlation pleiades. The author recommends to base the distinguishing of districts and circuits on species check-lists of plants, and that of provinces and regions (kingdoms) — on generic and family floristic spectra. In the case of districts and circuits the indices of species frequency and activity are important characteristics.

---

ТОМ 58 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1973, № 11

УДК 581.8+581.435 : 582.49

Н. С. Воронин, Н. В. Воронкина и М. М. Лодкина

# СТРОЕНИЕ АПЕКСА КОРНЯ GNETALES

N. S. WORONIN, N. V. WORONKINA AND M. M. LODKINA. ROOT APEX STRUCTURE IN *GNETALES*

Изучение строения апикальных меристем корней вельвичии, гнетума и эфедры показало, что оно в общих чертах характерно для типа строения корней голосеменных. Имеются 3 зоны — плеромы, колумеллы и зона, включающая кору и периферическую часть чехлика; дерматоген как генетически непрерывный слой отсутствует. Наряду с этим имеется признак, отличающий корни *Gnetales* от корней других голосеменных: плерома имеет собственные инициали, обособленные от общей группы инициальных клеток двух других зон. Эта обособленность является прогрессивной чертой, сближающей их с покрытосеменными. У вельвичии и эфедры особенно больших размеров достигают чехлик и клеточные комплексы в нем. Эта отличительная черта может быть поставлена в связь с экологическими условиями в местах их обитания.

Голосеменные являются связующим звеном между высшими споровыми и покрытосеменными растениями. В связи с этим очень важно при выяснении эволюционного значения различных структур у покрытосеменных проводить сравнение их с соответствующими структурами у голосеменных. Чрезвычайно интересно, что у всех изученных в этом отношении ныне живущих и вымерших голосеменных структуры корневого апекса очень однообразны (может быть, за исключением обособленности инициалей плеромы). Между тем по многим чертам строения, особенно побега, голосеменные сильно различаются (например, в микрофильной и макрофильной линиях); они представлены разнообразными жизненными формами, распространенными в различных условиях. Не менее важен тот факт, что у некоторых покрытосеменных структуры корневого апекса очень сходны со структурами корневого апекса голосеменных. Однако до настоящего времени нет вполне удовлетворительных описаний анатомического строения корневого апекса у такой интересной группы, как *Gnetales*. Роды *Welwitschia*, *Gnetum* и *Ephedra*, относящиеся к этому таксону, занимают особое систематическое положение в классе голосеменных. Они характеризуются целым рядом признаков анатомического строения, сближающих их с покрытосеменными (в их вторичной древесине имеются сосуды, в стробилах есть следы обоеполости, зародыши имеют 2 семядоли и т. д.).

Корневые апексы этих растений мало исследовались. В литературе можно найти лишь неполные и несравнимые сведения. Между тем строение апикальных меристем корня является достаточно устойчивым систематическим признаком, все более привлекаемым для филогенетических построений (Guttenberg, 1961; Воронин, 1964, 1969; Козо-Полянский, 1965; Тахтаджян, 1966, и др.). Поэтому представляет интерес сравнить по характеру гистогенеза вельвичию, гнетум и эфедру между собой и с другими голосеменными. С этой целью нами было предпринято исследование корней *Welwitschia mirabilis* Hook. f., *Gnetum gnemon* L. и *Ephedra andina* Poepp.

Подробная сводка о вельвичии, эфедре и гнетуме имеется в монографии Пирсона (Pearson, 1929), посвященной этим трем растениям. В настоящем сообщении мы коснемся только нескольких работ, имеющих непосредственное отношение к изучаемому вопросу — строению меристемы корня. Прежде всего отметим работы Бауэра (Bower, 1880, 1881а, б), посвященные онтогенезу вельвичии. Он подробно изучил прорастание и дальнейшее развитие этого растения. Большое внимание Бауэр уделил анатомическому строению стебля, корня и листа, особенно положению проводящих пучков в переходной зоне от корня к стеблю. Его данные о положении проводящих пучков в корне проростка вельвичии помогли нам в серии срезов найти осевой срез, что чрезвычайно важно при изучении апикальных меристем осевых органов. Сведения Бауэра о прорастании вельвичии согласуются с данными других ботаников (Naudin, 1881; Teuscher, 1951; Rodin, 1953).

Большой интерес представляют данные Бауэра и Пирсона по эмбриологии вельвичии. Бауэр отмечает наличие у зародышевого корня сильно развитого корневого чехлика, превышающего по размерам сам корень. Он сделал заключение, что строение апекса корня вельвичии соответствует основному типу хвойных, однако ткани корневого чехлика расположены более упорядоченно. К сожалению, работы Бауэра не содержат сведений о типе гистогенеза в апексе корня вельвичии.

Как и вельвичия, гнетум был предметом исследований многих ботаников. Однако апекс его корня был изучен недостаточно. Мы можем назвать одну работу Бауэра (1882), в которой он затрагивает вопрос о структурной организации меристематических тканей осевых органов зародыша. Для нас представляет интерес его указание на отсутствие «типичного эпидермиса» у зародышевого корня гнетума. Сведения о строении апекса корня этого растения имеются также у Гуттенберга (Guttenberg, 1961), однако и они очень неполные. Этими работами исчерпываются данные о строении апекса корня гнетума.

Данные о строении апекса корня эфедры имеются в работах Флао (Flahault, 1878), Н. С. Воронина (1964) и Пилаи (Pillai, 1966). Однако полученные данные не вполне сравнимы. По исследованиям Воронина в апексе корня эфедры имеются общие инициали для всех зон. Флао и Пилаи указывают на существование обособленных инициалей для плеромы корня и колумеллы чехлика. Эти расхождения, вероятно, объясняются тем, что в работе Флао и Воронина исследовались корни очень молодых проростков эфедры. Пилаи изучала как зародышевые, так и взрослые корни. Кроме того, разные исследователи изучали различные виды эфедры, Флао — корни *Ephedra altissima* Buch., Воронин — *E. strobilacea* Bunge, Пилаи — *E. foliata* Boiss. Следует также отметить, что работа Флао была выполнена, когда уровень микроскопической и микротомной техники был еще недостаточным. Наиболее полные сведения имеются в работе Пилаи. По ее данным, в апексах зародышевого и взрослого корней эфедры имеются собственные инициали плеромы, собственные инициали колумеллы и собственные инициали периферической области.

## Материал и методы

В настоящей работе исследовались корни восьмидневных проростков вельвичии. Семена были получены Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР из Анголы в 1971 г.[1] Для изучения гнетума и эфедры в нашем распоряжении были только взрослые корни. Корней эфедры было очень мало, и полученные нами данные недостаточны. Однако их дополняют результаты других исследователей. В качестве фиксатора использовалась смесь Навашина. Дальнейшая обработка препаратов проводилась по общепринятой методике. Препараты окрашивались двумя способами: гематоксилином, по Гейденгайну, с последующим подкрашиванием алциановым синим, по Бенешу (Beneš, 1968) и по методике, предложенной Е. С. Аксеновым (1967), пикроиндигокармином и карболовым фуксином. Следует отметить, что меристематическая ткань гораздо лучше окрашивается первым способом.

Были исследованы срезы, прошедшие точно через ось корня. Осевой срез мы находили путем тщательного сравнения серии срезов, близких к осевому положению.

Схемы гистологического строения корневых апексов были сделаны на основе микрофотографий. Устанавливалась граница между стелой и корой корня (на рисунках она помечена треугольниками). Начиная от этой границы, последовательно прослеживались сверху вниз до границы с колумеллой вертикальные ряды клеток. На основе наблюдений за положением клеточных стенок делались выводы о генетическом родстве клеток. Внутри выделенных зон направление клеточных рядов и положение «Т-образных делений» показано на рисунках более тонкими линиями. При анализе препаратов была использована концепция «тела — колпачка» (Körper—Käppe) Шюеппа (Schüepp, 1917) и проведено изучение клеточных комплексов.

## Результаты исследований

***Welwitschia mirabilis*** Hook. f. В апексе корня выделяются следующие зоны: плерома, колумелла чехлика и периферическая зона, образованная клетками коры и чехлика (таблица, *1* и *2*, см. вклейку). Плерома имеет собственные инициали. Группа ее инициальных клеток претерпевает деления, в результате которых формируются ткани стелы. Производные этих инициальных клеток образуют продольные ряды. Очень рано, выходя из меристематического состояния, они начинают вытягиваться, однако еще не утрачивают способности к делению. В стеле рано начинается дифференциация проводящих тканей.

Колумелла чехлика и периферическая зона, образованная клетками чехлика и коры, имеют общие инициали, расположенные дистально по отношению к плероме. Длина колумеллы в изученных нами корнях достигала 270.5 мкм, а ширина корня в проксимальной части колумеллы — 45.4 мкм. Таким образом, длина корневого чехлика вельвичии в 5.9 раза превышала его ширину. Колумелла поражает не только очень большими размерами, но и тем, что ряды ее клеток сложены продольными линейными комплексами, достигающими в результате их окончательного формирования больших размеров (до 16 клеток в комплексе). Каждый такой комплекс возникает из одной клетки; ее производные делятся, увеличивая длину корневого чехлика. В комплексах клеток колумеллы преобладают деления, перпендикулярные оси корня. Время от времени бывают и продольные деления, но они носят местный характер и не приводят к образованию дополнительных рядов клеток по всей длине колумеллы. Количество клеток в комплексах колумеллы (достигающее 16) свидетельствует о большой интенсивности роста в этой зоне. В дистальной части колумеллы растяжение начинает преобладать над делением, что приводит к увеличению размеров клеток.

Периферическая область чехлика и кора составляют единое целое и, как сказано выше, генетически связаны с зоной инициальных клеток колумеллы (рис. 1). Однако их дальнейший рост происходит самостоятельно и строго согласованно с ростом глубже расположенных тканей колумеллы и плеромы (симпластически).

Поскольку в апексе отсутствует скользящий рост, деление и симпластическое растяжение клеток во всех направлениях происходят так, что обеспечивается постепенный переход от быстрого нарастания колумеллы в длину к более медленному нарастанию ее в ширину и еще менее интенсивному росту коры.

[1] Пользуемся случаем выразить свою благодарность сотрудникам ботанического сада Ботанического института АН СССР Р. А. Удаловой и Н. Г. Вьюгиной за помощь в подборе материала и выращивании растений для исследований.

Образование у вельвичии отчетливых комплексов клеток в колумелле и прилегающих к ней частях чехлика позволяет проследить, как обеспечивается эта согласованность. Причиной различий в скоростях делений является несколько иной темп митозов в клетках, являющихся производными самих периферических клеток в пластинке инициалей колумеллы, периферической зоны чехлика и коры.

С помощью анализа развития клеточных комплексов удается также показать, что формирование структуры коры, объединенной с периферической частью чехлика, может происходить без ее собственных инициалей, за счет деятельности краевых инициальных клеток колумеллы; эти клетки делятся, как и остальные инициали, поперек по отношению к оси корня. Для этого достаточно, чтобы первая дочерняя клетка раз-

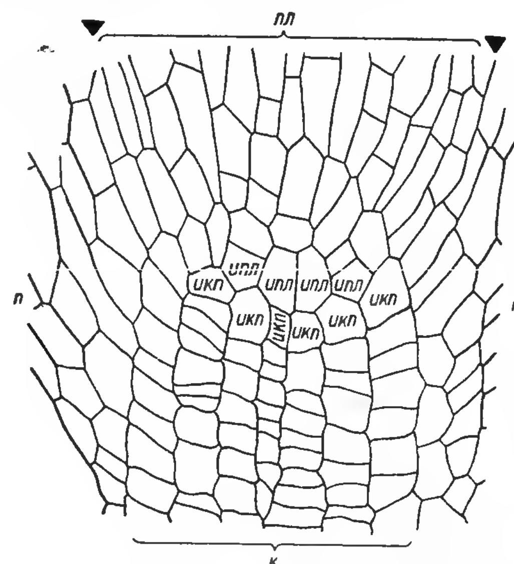



Рис. 1. Апикальная меристема корня *Welwitschia mirabilis* Hook. f.

Ряды клеток плеромы не имеют продолжения в чехлике; зона инициальных клеток плеромы (*ипл*) обособлена от зоны инициальных клеток, общей для чехлика и коры (*икп*); *пл* — плерома; *п* — периферическая зона; *к* — колумелла.

делилась продольной перегородкой (параллельно оси корня), и тогда внешняя из этих двух дочерних клеток станет в дальнейшем исходной для нескольких рядов клеток коры, расположенных по одной окружности в тангентальной плоскости.[1] Внутренняя же дочерняя клетка и ее ближайшие производные делятся поперек, вследствие чего образуемые ими участки периферической зоны не отстают в росте от растущих линейных клеточных комплексов в прилегающих рядах клеток колумеллы. Благодаря периодическим продольным делениям клеточные комплексы в этой зоне принимают форму сектора. Темп клеточных делений в них выше, чем в линейных комплексах колумеллы. На рис. 2 представлена схема этапов развития одного сектора, возникшего вследствие деления одной краевой инициальной клетки. Анализ строения апекса корня убеждает в том, что деления инициальных клеток происходят редко и рост чехлика определяется главным образом последующими делениями клеток — производных инициалей, образующих комплексы, а также растяжением клеток. Относительной редкостью делений инициальных клеток (с последующим продольным делением первой дочерней клетки) можно объяснить медленное увеличение числа новых рядов в коре. Это прибавление рядов уравновешивается слущиванием клеток в периферической зоне чехлика, благодаря этому толщина коры корня практически не меняется.

***Gnetum gnemon*** L. Апекс построен по тому же принципу, что и апекс корня вельвичии, хотя пропорции несомненно разные (см. таблицу, 3, 4).

[1] Вначале из одной клетки образуется клеточный тяж коры, но по мере оттеснения его к периферии, где диаметр корня больше, возрастает число клеточных рядов в каждом секторе за счет дополнительных Т-образных делений в тангентальной плоскости.



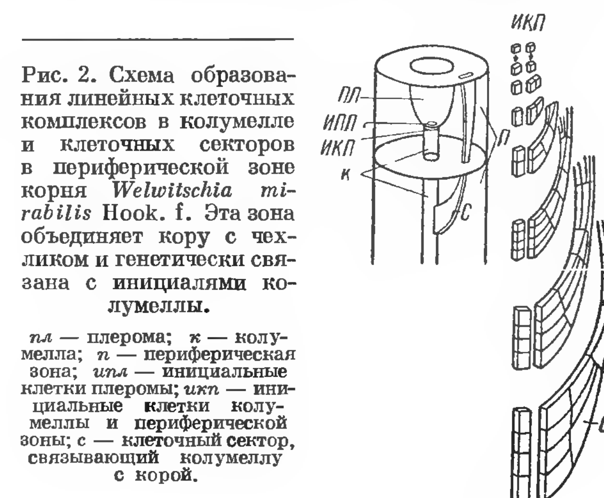
В апексе корня гнетума, как и у вельвичии, выделяются 3 зоны: плерома, колумелла и периферическая область, образованная клетками коры и чехлика. Плерома гнетума построена так же, как у вельвичии. В связи с этим нет необходимости описывать ее строение.

В строении колумеллы гнетума имеется много общего с вельвичией. Однако протяженность ее значительно меньше (см. таблицу, 3). Кроме того, Т-образные деления носят здесь более упорядоченный характер и, как правило, способствуют увеличению числа рядов клеток, хотя и в ограниченных пределах (см. таблицу).

В колумелле гнетума, так же как и у вельвичии, заметны линейные комплексы клеток. Вблизи инициалей комплексы составлены 2, 3 и 4 клетками таблитчатой формы с густым содержимым и крупными ядрами. Клетки сохраняют способность к делению: благодаря этому возрастает

Рис. 2. Схема образования линейных клеточных комплексов в колумелле и клеточных секторов в периферической зоне корня *Welwitschia mirabilis* Hook. f. Эта зона объединяет кору с чехликом и генетически связана с инициалями колумеллы.

*пл* — плерома; *к* — колумелла; *п* — периферическая зона; *ипл* — инициальные клетки плеромы; *икп* — инициальные клетки колумеллы и периферической зоны; *с* — клеточный сектор, связывающий колумеллу с корой.




число их в комплексах и размер колумеллы. Однако в отличие от вельвичии клетки, составляющие комплексы гнетума, довольно рано утрачивают способность к делению и начинается их растяжение. Вследствие этого комплексы составлены меньшим числом клеток, чем у вельвичии, а колумелла и весь чехлик у гнетума короче.

Периферическая зона, включающая кору и периферическую область чехлика, у гнетума, как и у вельвичии, имеет общее происхождение с колумеллой. Она возникает в результате поперечного деления клеток инициальной зоны, занимающих фланговое положение, и последующего продольного деления их производных. Функцию первичной покровной ткани у гнетума, как и всех голосеменных, выполняет самый наружный слой коры. Он имеет развитые корневые волоски.

***Ephedra andina*** Poepp. В корневом апексе эфедры различимы, как у вельвичии и гнетума, 2 зоны инициальных клеток: зона инициалей плеромы и зона инициалей колумеллы и периферической части (см. таблицу, *5* и *6*).

В одном корне (из 7 исследованных нами) длина колумеллы достигала 177.8 мкм при ширине корня в проксимальной части чехлика, равной 22.8 мкм. Таким образом, длина чехлика превышала ширину в 7.7 раза. Клетки долго сохраняют способность к делению, даже после некоторой вакуолизации. Встречаются и редкие продольные деления, которые способствуют расширению колумеллы. У эфедры в колумелле различимы комплексы клеток, однако они выражены гораздо слабее, чем у вельвичии и гнетума.

По строению периферической зоны чехлика исследованные нами корни эфедры несколько отличаются от корней вельвичии и гнетума (см. таблицу, *5*). Мы не наблюдаем здесь сложных по клеточному составу секторов, расширяющихся у колумеллы. Относительно узкая кора про-

должается в чехлике равномерными параллельными рядами клеток. Эту особенность отмечает и Пилаи (1966). Такое строение могло возникнуть в результате слабого нарастания новых слоев коры, отодвигающих к периферии ранее образовавшиеся, и интенсивного удлинения колумеллы. Трудно судить, в какой мере такое строение типично для эфедры. Вполне возможно, оно свойственно тонким слабо растущим корням, которые были в нашем распоряжении.

Тщательный анализ позволяет нам заключить, что у эфедры, как у вельвичии и гнетума, нет отдельных инициалей этой зоны. На фотографии (см. таблицу, *6*) можно различить вклинивание нового ряда коры между стелой и ранее сформировавшимися рядами коры (слева от букв ИКП). Этот новый ряд берет свое начало от первых производных клеток на один слой ниже уровня инициальной пластинки, иллюстрируя «в натуре» нашу схему (рис. 2). Тем самым наши выводы в общих чертах сближаются и с данными Шопфа, Аллена и Вилкокса (Schopf, 1943; Allen, 1947; Wilcox, 1954), полученными при изучении других голосеменных. Эти исследователи признают производный характер периферической зоны, ее происхождение от латеральных клеток колумеллы. По мнению же Пилаи, инициали плеромы и колумеллы окружены самостоятельной инициальной зоной коры и периферической области чехлика, наличие которой, однако, точно определить невозможно. Наш материал позволяет, по-видимому, говорить об единой зоне инициальных клеток для всего чехлика и коры.

Итак, в результате проведенных нами исследований был установлен принципиально единый механизм апикального роста у вельвичии, гнетума и эфедры (см. таблицу *1*, *3*, *5*). У всех трех родов отмечено наличие обособленной зоны инициалей плеромы. Генетическое единство чехлика и коры, а также отсутствие дерматогена у вельвичии, эфедры и гнетума говорит об их связях с другими голосеменными. Кроме того, у всех трех родов в чехлике отчетливо выражена колумелла с линейными комплексами клеток. Вместе с тем, сравнивая полученные нами данные с данными предыдущих исследований (Гуттенберга, Воронина, Пилаи), мы должны отметить некоторое несоответствие в вопросе о существовании самостоятельных инициальных зон. Вопрос о генетической связи инициалей плеромы с более дистально расположенными инициалями достаточно сложен. Поэтому прежние данные нуждаются в проверке. А пока гистогенез корневого апекса *Gnetales*, вслед за Пилаи (1966), мы относим к частично открытому типу, так как в апексах корней этих растений плерома имеет собственные инициали, а колумелла и периферическая зона — общие инициали; вследствие этого они в известной мере обособлены от плеромы в процессе гистогенеза. Таким образом, у *Gnetales* мы обнаружили некоторое усложнение строения апекса корня, что говорит об их эволюционном прогрессе по сравнению с другими голосеменными и приближает их к покрытосеменным. Однако отсутствие у *Gnetales* дерматогена, как генетически непрерывного слоя, равно как и генетическое единство чехлика и коры свидетельствуют о существенном отличии их от покрытосеменных. Поэтому мы считаем, что *Gnetales* представляют обособленную ветвь эволюции по этому признаку.

Обращают на себя внимание некоторые различия в строении апексов корней вельвичии, гнетума и эфедры — разное соотношение размеров чехлика и корня у вельвичии и эфедры, с одной стороны, и у гнетума, с другой.

Наличие в огромном чехлике вельвичии описанных выше крупных комплексов клеток (линейных в колумелле и имеющих форму сектора в периферической зоне) мы объясняем сильным сопротивлением продвижению корня этого растения в твердом субстрате его местообитаний. Известно, что длина корня этого растения достигает громадных размеров, так как в пустынях влага нередко находится очень глубоко. Преодоление сопротивления почвы может быть обеспечено быстрым делением клеток чехлика и последующим дружным растяжением их. Интенсивный



рост чехлика создает силу, необходимую для продвижения корня в глубь почвы, и компенсирует большую потерю периферических клеток в результате слущивания. Наличие большого корневого чехлика у эфедры можно связать также с экологическими условиями, определяющими ксероморфные черты этого растения.

У гнетума в строении апекса корня нами отмечены другие соотношения, что, возможно, связано с условиями его существования — с рыхлой почвой влажных тропических лесов. Таким образом, различия в структуре апекса корней гнетума, вельвичии и эфедры можно объяснить различными почвенно-климатическими условиями их существования.

Предположение о роли образования комплексов клеток и их быстрого растяжения для создания механической силы, преодолевающей сопротивление, уже высказывалось ранее. Эта идея была применена к зародышу, прорывающему покровы семян у некоторых древесных растений при их прорастании (Лодкина и др., 1971; Ляшук, 1971). В зародыше прорастающих семян бересклета и ясеня клеточные комплексы обнаружены в гипокотиле, а у клена также в коре и стеле корня. У вельвичии, эфедры и гнетума они имеются главным образом в чехлике корня. Причину этого различия нельзя свести только к разным функциям этих комплексов (особенно большая потребность в пополнении клеток, утрачиваемых при слущивании у *Gnetales*, и недостаточное развитие корня в зародышах и проростках бересклета, клена и ясеня). Это различие связано также с принципиальным различием строения корня у покрытосеменных и *Gnetales*, в разном способе образования коры корня.

Когда «пружина» роста находится не в чехлике, а в самом корне, главная роль принадлежит клеткам коры. Именно там комплексы клеток достигают наибольшего развития. Поскольку у покрытосеменных не только стела, но и кора имеет собственные инициали, образование комплексов клеток, способствующих энергичному росту, может происходить независимо от развития чехлика. У *Gnetales* образование системы активных клеточных комплексов только в коре корня невозможно, так как инициали коры являются общими с инициалями чехлика. Поэтому и «пружина роста» у них расположена во всем чехлике.

Представляет интерес сравнение *Gnetales* по организации апекса побега с другими группами. Ранее были проведены исследования апикальных меристем стебля эфедры, гнетума и вельвичии. Апекс стебля вельвичии изучался Бауэром (1881б), Родэном (Rodin, 1953), Мартенсом и Ватеркейном (Martens, Waterkeyn, 1963). Апекс стебля вельвичии имеет особенности, отличающие его от других голосеменных. Он не вытягивается после формирования семядолей и развития единственной пары листьев. Клетки поверхностного слоя апекса делятся преимущественно антиклинально (Bower, 1881б). Однако в этом слое бывают нерегулярные периклиниальные деления, что сближает вельвичию с голосеменными и отличает их от покрытосеменных, а также от эфедры и гнетума; последние 2 рода имеют хорошо выраженную однослойную тунику, что несовместимо с периклиниальными делениями в поверхностном слое. Стеблевой апекс у эфедры иселедовал Джиффорд (Gifford, 1943), а у гнетума — Джонсон (Johnson, 1950). Основываясь на их данных, Родэн делает вывод о том, что оба последние рода по этому признаку достигли уровня организации покрытосеменных, в то время как вельвичия остается в этом отношении среди голосеменных. Таким образом, по анатомическому строению апексов побегов вельвичия гнетум и эфедра отличаются друг от друга более, чем по анатомическому строению апексов корней.

Основные итоги проведенного нами исследования сводятся к следующему. Изучение строения апикальных меристем корней вельвичии, гнетума и эфедры показало, что в общих чертах оно такое же, как у других голосеменных. Имеются 3 зоны — плеромы, колумеллы и зона, включающая кору и периферическую часть чехлика; дерматоген как генетически непрерывный слой отсутствует. Наряду с этим имеется признак, отличающий корни *Gnetales* от других голосеменных: плерома имеет собственные

инициали, обособленные от общей группы инициальных клеток двух других зон. Это прогрессивная черта, сближающая их с покрытосеменными. У вельвичии и эфедры чехлик и его клеточные комплексы достигают больших размеров. Это может быть поставлено в связь с условиями в местах их обитания.

Авторы приносят свою признательность М. Ф. Даниловой за внимание к нашей работе и участие в обсуждении результатов исследования.

ЛИТЕРАТУРА

А к с е н о в Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных препаратов. Биол.науки, 11. — В о р о н и н Н. С. (1964). Эволюция первичных структур в корнях растений. Уч. зап. Калужск. пед. инст., 13. — В о р о н и н Н. С. (1969). Апикальные меристемы в корнях голосеменных растений и принципы их графической интерпретации. Бот. ж., 54, 1. — К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1965). Курс систематики высших растений. — Л о д к и н а М. М., А. И. Л я щ у к, М. Г. Н и к о л а е в а. (1971). Анатомические изменения зародышей *Acer tataricum* L. в процессе созревания и стратификации семян. Бот. ж., 56, 3. — Л я щ у к А. И. (1971). Анатомические изменения зародыша *Fraxinus exelsior* L. в процессе стратификации семян. Бот. ж., 56, 11. — М у х а м м е д о в Г. М. (1972). Хвойник шишконосный в пустыне Каракумы. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1956). Высшие растения. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — A l l e n G. S. (1947). Embryogeny and the development of the apical meristems of *Pseudotsuga*. II. Late embryogeny. Amer. J. Bot., 34, 2. — B e n e š K. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biologia plantarum, 10, 5. — B o r n m a n C. H. (1972). *Welwitschia mirabilis*: paradox of the Namib desert. Endeavour, XXXI. 113. — B o w e r F. O. (1880). The germination of *Welwitschia mirabilis*. Nature, 22, 573. — B o w e r F. O. (1881a). On germination and histology of seedling of *Welwitschia mirabilis*. Quart. J. Microsc. Sci., 21, 81. — B o w e r F. O. (1881b). On further development of *Welwitschia mirabilis*. Quart. J. Microsc. Sci., 21, 84. — B o w e r F. O. (1882). The germination and embryogeny of *Gnetum gnemon*. Quart. J. Microsc. Sci., 22, 87. — F l a h a u l t. (1878). Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les phanerogames. Ann. Sci. Nat. Bot., 6 ser., 6. — G i f f o r d E. M. (1943). The structure and development of the shoot apex of *Ephedra altissima* Desf. Bull. Torr Bot. Club, 70, 1. — G u t t e n b e r g H. (1961). Grundzüge der Histogenese hoherer Pflanzen. II. Die Gymnospermen. — J o h n s o n M. A. (1950). Growth and development of the shoot of *Gnetum gnemon*. L. The shoot apex and pith. Bull. Torr. Bot. Club, 77, 5. — K r o l l G. H. (1912). Kritische Studie über die Verwertbarkeit der Wurzelhaubentypen für die Entwicklungsgeschichte. Beih. Bot. Zentralbl., 28, 1. — M a r t e n s P., L. W a t e r k e y n. (1963). The shoot apical meristem of *Welwitschia mirabilis* Hooker. Phytomorphology, 13, 4. — N a u d i n C. (1881). Germination of *Welwitschia*. Gardens Chron. 16, 398. — P e a r s o n H. H. W. (1917). Flora of Tropical Africa, 4, 2. — P e a r s o n H. H. W. (1929). — *Gnetales*. — P i l l a i A. (1966). Root apex of *Ephedra foliata*, with suggestion on the possible evolutionary trend of root apical structures in Gymnosperms. Planta, 70, 1—2. — R o d i n R. J. (1953). Seedling morphology of *Welwitschia*. Amer. J. Bot., 40, 5—7. — S c h o p f M. (1943). The embryology of *Larix*. Illinois biol. Monogr., 19. — S c h ü e p p O. (1917). Untersuchungen über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten. Jarb. Wiss. Bot., 57, 17. — S c h ü e p p O. (1926). Meristeme. Linsb. Handb. Pflanzen-anatomie, Abt. 1, t. 2, 4. — S y k e s M. G. (1910). On the anatomy of *Welwitschia mirabilis* in the seedling and adult stages. Trans. Linn. Soc., ser. 2, 7. — T e u s c h e r H. (1951). *Welwitschia mirabilis*. Nat. Hort. Mag., 30, 4. — W i l c o x H. (1954). Primary organization of active and dormant roots of noble fir, *Abies procera*. Amer. J. Bot., 43, 10.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Калужский государственный
педагогический институт.

(Получено 5 II 1973).

---

S U M M A R Y

The investigation of the root apical meristem structure in *Welwitschia*, *Gnetum* and *Ephedra* has shown, that in main features this structure is specific for the root apical structure of the whole type of Gymnosperms: there are three zones — the zone of plerome, that of columella and the zone which includes the cortex and periferal parts of the root cap; dermatogen, as a continuous layer, is absent. At the same time there is a distinction bettween the roots of *Gnetales* and other Gymnosperms: the former's plerome has got its own initials, separated from the common initial cells groups of two other zones. This character is a progressive one, bringing the *Gnetales* in relation with Angyosperms. The root cap and its cell complexes reach especially great size in *Welwitschia* and *Ephedra*. This feature is considered to be connected with ecological environments.



# МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 536.495 : 582.34

Т. А. Антропова

## ЗНАЧЕНИЕ ВЫБОРА ПЛАЗМОЛИТИКА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ КЛЕТОК МХОВ ПЛАЗМОЛИТИЧЕСКИМ МЕТОДОМ

T. A. A N T R O P O V A. ON THE SIGNIFICANCE OF PLASMOLYTIC CHOICE IN THE ESTIMATION OF THERMORESISTANCE OF MOSSES

Исследована теплоустойчивость пяти видов мхов и двух видов цветковых растений с помощью плазмолитического метода. Показано, что раствор азотнокислого калия высоко токсичен для клеток мхов, в отличие от клеток цветковых растений. Применение этого плазмолитика дает пониженную величину устойчивости клеток мхов к повреждающему действию нагрева по сравнению с величинами, полученными при использовании нетоксических плазмолитиков — растворов глюкозы, глицерина и азотнокислого кальция.

Обнаружено, что у клеток мха *Mnium affine* Bland., прогретых при супероптимальных температурах, использование слабо гипертонического раствора сахарозы приводит к деформации стенок клеток, что может быть связано с ухудшением проникновения молекул сахарозы через целлюлозные оболочки после прогрева. Это ограничивает возможности использования сахарозы при исследовании теплоустойчивости клеток мхов.

Сравнение и оценка В. Я. Александровым (1955) различных методов определения жизнеспособности растительных клеток показали, что при определении теплоустойчивости одним из наиболее чувствительных показателей является движение протоплазмы. Однако у двух десятков видов просмотренных нами мхов движение протоплазмы в клетках наблюдать не удалось. Поэтому о повреждении клеток мхов после нагрева мы судили по способности клеток к плазмолизу. Плазмолитическим методом широко пользуются многие исследователи для того, чтобы отличить живые клетки от мертвых. Метод основан на том, что избирательная проницаемость протопласта, обусловливающая явления плазмолиза и деплазмолиза, при повреждении утрачивается, что является показателем глубоких необратимых повреждений протоплазмы. Известно, что плазмолитик может оказывать дополнительное воздействие на клетку, усугубляя ее повреждение (Bogen, 1948; Александров, 1955).

Целью настоящей работы было выяснить, насколько величина исходной теплоустойчивости клеток мхов, определяемая плазмолитическим методом, зависит от природы плазмолитика, а также определить пригодность плазмолитиков для установления разницы в теплоустойчивости контрольных клеток мхов и клеток, подвергавшихся тепловому закаливанию.

### Материал и методика

В работе были использованы два вида печеночных мхов — *Plagiochila major* (Nees) S. Arnell и *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda и четыре вида листостебельных мхов — *Mnium affine* Bland., *Dicranum polysetum* Sw., *Funaria hygrometrica* Hedw. и *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb.,

собранных в парке Ботанического института АН СССР в Ленинграде и в лесу вблизи пос. Рощино (Ленинградская обл.). Для сравнения были проведены опыты с двумя видами цветковых растений — *Tradescanta fluminensis* Vell. и *Cardamine pratensis* L.

С точностью до 0.05 *M* определяли минимальную концентрацию плазмолитика, вызывающую в клетке плазмолиз (пограничный плазмолиз). Для работы выбирали раствор, превышающий на 0.1—0.4 *M* концентрацию раствора, вызывающего пограничный плазмолиз.

Для определения теплоустойчивости листья в полиэтиленовом мешочке помещали в водный термостат при заданной температуре на 5 минут. Последующие прогревы отличались на 0.5°. Листья вынимали, слегка обсушивали и погружали в раствор плазмолитика на 6—10 минут. После этого устанавливали наличие плазмолиза, просматривая листья под микроскопом в растворе плазмолитика (объектив ×40, апертура 0.95; окуляр ×5). Мерой теплоустойчивости служила максимальная температура 5-минутного прогрева, после действия которой в просматриваемом кусочке листа плазмолиз наблюдался более, чем в 10 клетках (в каждом из просматриваемых образцов насчитывалось 2—4 тысячи клеток). В тех случаях, когда отошедшая от стенок клетки протоплазма имела неровные контуры, что могло быть следствием ее коагуляции (травматический плазмолиз), под покровное стекло добавляли воду и по процессу деплазмолиза судили, имел ли место истинный плазмолиз.

Тепловое закаливание листьев *Mnium affine* производили во влажной камере в течение трех часов при температуре 42° (Антропова, 1971).

## Результаты исследования

В первой серии опытов определяли величину теплоустойчивости клеток *Mnium affine* плазмолитическим методом, используя в качестве плазмолитиков растворы четырех различных веществ, как электролитов, так и неэлектролитов. Для всех использованных веществ определяли минимальную концентрацию, вызывающую плазмолиз во всех клетках листа. После трехчасового закаливания листьев при 42° эта минимальная концентрация оставалась на прежнем уровне, т. е. не менялось осмотическое давление содержимого клеточной вакуоли (табл. 1, графы 2 и 3). Уровень теплоустойчивости клеток свежесрезанных листьев при использовании растворов глюкозы, глицерина и азотнокислого кальция был практически одинаков (табл. 1, графа 5); тепловое закаливание листьев при вышеназванных условиях повышает теплоустойчивость клеток на одинаковую величину — 1.6—2.0° (табл.1, графа 7). Незначительные различия в температуре прогрева, прекращающей плазмолиз в клетках, в случае использования перечисленных плазмолитиков статистически недостоверны (табл. 1, графы 5 и 6).

Иные результаты были получены при использовании в качестве плазмолитика раствора азотнокислого калия. И у контрольных, и у закаленных клеток *M. affine* с этим плазмолитиком были получены величины теплоустойчивости в среднем на 1.5—2.0° ниже, чем при работе с тремя предыдущими плазмолитиками (табл. 1, графы 5 и 6). Несмотря на более низкую величину теплоустойчивости клеток свежесрезанных листьев в растворе $KNO_3$, прирост теплоустойчивости после тепловой закалки и в этом случае происходил приблизительно на такую же величину, как при использовании других плазмолитиков (табл. 1, графа 7).

Раствор $KNO_3$ был использован в качестве плазмолитика при определении теплоустойчивости клеток еще четырех видов мхов. Параллельные опыты ставили с раствором глицерина. Во всех случаях теплоустойчивость клеток, определенная с помощью растворов азотнокислого калия, оказалась ниже, чем в опытах с глицерином (табл. 2, графа 5). Особенно большая разница была обнаружена у клеток *Dicranum polysetum* и *Chiloscyphus polyanthus* (18.2° и 8.4° соответственно). Естественно объяснить эти различия токсичностью раствора $KNO_3$, которая суммируется с повреждающим действием нагрева.



ТАБЛИЦА 1

**Пограничный плазмолиз и теплоустойчивость контрольных и закаленных клеток листьев *Mnium affine* при использовании различных плазмолитиков**

| Плазмолитик | Концентрация плазмолитика (М), вызывающая пограничный плазмолиз | | Концентрация плазмолитика, взятая для определения теплоустойчивости (М) | Температура 5-минутного прогрева (°С), вызывающая подавление способности клеток к плазмолизу | | Превышение уровня теплоустойчивости закаленных клеток над контрольными (°С) | Достоверность разности, p |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | контрольные клетки | закаленные клетки | | контрольные клетки | закаленные клетки | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Глюкоза | 0.68±0.03 | 0.73±0.03 | 0.9 | 54.9±0.2 | 56.5±0.2 | 1.6 | < 0.02 |
| Глицерин | 0.84±0.03 | 0.88±0.04 | 1.2 | 55.1±0.4 | 57.1±0.4 | 2.0 | < 0.02 |
| Азотнокислый кальций | 0.27±0.02 | 0.27±0.04 | 0.5 | 54.8±0.3 | 56.4±0.2 | 1.6 | < 0.01 |
| Азотнокислый калий | 0.48±0.03 | 0.48±0.03 | 0.6 | 53.2±0.3 | 54.6±0.4 | 1.4 | < 0.02 |

Примечание. Тепловое закаливание листьев происходило в течение трех часов при 42°. Каждая цифра является средним из шести определений.

Опыты показали, что клетки листьев *D. polysetum* наиболее чувствительны к воздействию раствора азотнокислого калия. Так, пребывание непрогретых листьев в течение 10 минут в 0.4 М растворе $KNO_3$ приводит к потере способности клеток деплазмолизировать в ответ на добавление воды. Более того, добавление воды к плазмолизированным клеткам вызывает коагуляцию протоплазмы. О повреждающем действии раствора $KNO_3$ на клетки *Mnium affine* свидетельствует то, что после 24-часового действия 0.6 М раствора происходит коагуляция протоплазмы непрогретых листьев.

ТАБЛИЦА 2

**Уровень теплоустойчивости клеток при использовании в качестве плазмолитиков растворов глицерина и азотнокислого калия**

| Вид | Концентрация плазмолитика для определения теплоустойчивости (М) | | Температура 5-минутного прогрева, вызывающая подавление способности к плазмолизу (°С) | | Разность теплоустойчивости клеток (°С) 4—3 | Достоверность разности, $p_{4-3}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | $KNO_3$ | глицерин | $KNO_3$ | глицерин | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| *Plagiochila major* . . . . | 0.9 | 1.3 | 47.3 | 48.3 | 1.0 | < 0.002 |
| *Chiloscyphus polyanthus* . . | 0.9 | 1.3 | 41.6 | 50.0 | 8.4 | < 0.001 |
| *Dicranum polysetum* . . . . | 0.4 | 1.0 | 36.6 | 54.8 | 18.2 | < 0.001 |
| *Funaria hygrometrica* . . . | 0.5 | 1.0 | 54.7 | 55.6 | 0.9 | < 0.001 |
| *Mnium affine* . . . . . . | 0.6 | 1.2 | 53.1 | 55.1 | 2.0 | < 0.001 |
| *Cardamine pratensis* . . . | 0.4 | 1.0 | 56.7 | 56.8 | 0.1 | > 0.5 |
| *Tradescantia fluminensis* . . | 0.4 | 0.8 | 61.6 | 61.5 | —0.1 | > 0.5 |

Примечание. Каждая цифра является средним из 6—12 определений.

Обратную картину мы наблюдали при действии растворов глицерина. У клеток непрогретых листьев *M. affine* в 1.2 М растворе глицерина повсеместный плазмолиз уже через одни сутки сменяется деплазмолизом, очевидно, в результате проникновения молекул глицерина внутрь прото-

плазмы. Однако даже через шесть суток пребывания клеток в 4 М растворе глицерина они сохраняют способность к плазмолизу при помещении в более высокую концентрацию глицерина (4.5 М). Отсутствие повреждения клеток отмечено также при длительном действии (15 дней) глицерина во все возрастающих концентрациях (от 1.3 до 4.0 М) на листьях листостебельного мха *Calliergon cordifolium*. Эти наблюдения находят подтверждение в литературных данных (Richter, 1968; Библь, 1969). Рихтер (Richter, 1968) помещал листья *Campanula medium* в ступенчато возрастающие концентрации глицерина. Он отметил, что клетки в течение 24 часов переносили без повреждения раствор глицерина в концентрации 6 М. При постепенном снижении концентрации в клетках восстанавливалось нормальное движение протоплазмы.

Мы также не наблюдали повреждения клеток при длительном действии (6 суток) на листья *Mnium affine* растворов 0.5 М азотнокислого кальция и 1.0 М глюкозы. В отличие от глицерина, деплазмолиз в названных растворах не наступает. После перенесения листьев в растворы более низких концентраций этих же плазмолитиков мы отмечали нормальный деплазмолиз.

Для определения теплоустойчивости контрольных и закаленных клеток листьев *M. affine* был также использован раствор сахарозы. В плазмолизирующей концентрации (0.8 М) он очень медленно проникает к клеткам центральной части листа. Так, в первые 10 минут после погружения половинки листа в раствор 0.8 М сахарозы плазмолиз можно наблюдать лишь в двух-трех рядах клеток, примыкающих к разрезу. Повсеместный плазмолиз может наступить через 30—60 минут. В концентрации 0.8 М раствор сахарозы не повреждает клетки контрольных листьев. Если поместить листья на шесть суток в указанный раствор, деплазмолиз в клетках не наступает, однако его можно вызвать добавлением воды.

После прогрева листа *M. affine* в течение 5 минут при температуре, близкой к необратимо повреждающей (в нашем случае при 54°), скорость наступления плазмолиза в листе после помещения его в 0.8 М раствор сахарозы, по сравнению с непрогретыми листьями, возрастает — через 6 минут плазмолизированные клетки можно наблюдать как на периферии, так и в центре листа (см. таблицу, *а*, *б*). Однако в некоторых участках листа плазмолитик вызывает не плазмолиз, а деформацию стенок клеток вследствие неотделения протопласта от оболочек. Контуры клеток становятся волнистыми (см. таблицу, *в*). По-видимому, после прогрева ухудшается проникновение сахарозы сквозь целлюлозную оболочку клеток. Если деформация клеток охватывает значительную часть листа, лист скручивается. Деформация обратима — после добавления под покровное стекло воды деформированные стенки клеток на глазах расправляются (см. таблицу, *г*).

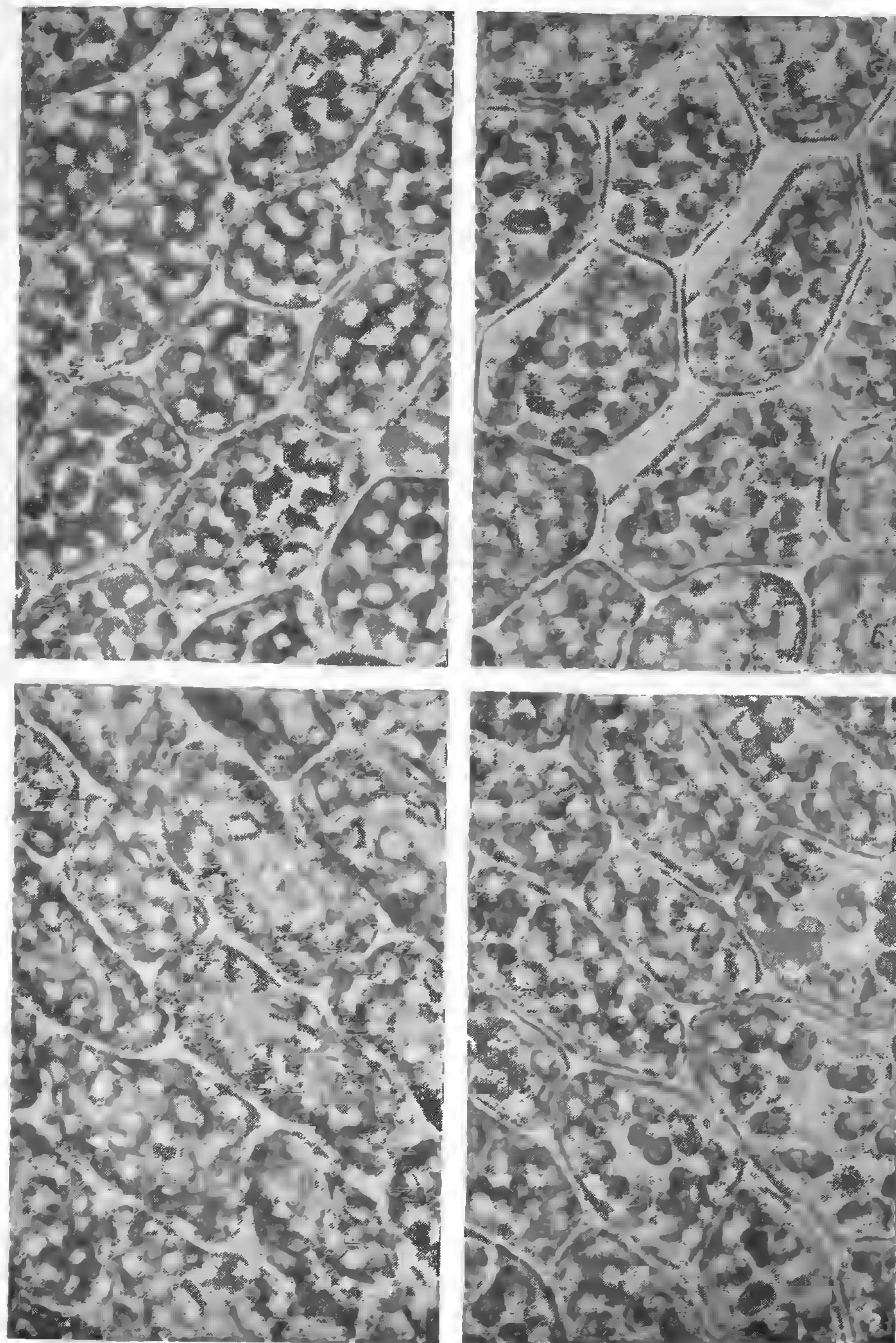
Описанное выше явление деформации клеточных стенок в еще большей степени характерно для закаленных клеток листьев *M. affine*. После тестирующего прогрева закаленных листьев и помещения их в 0.8 М раствор сахарозы оказывалось, что клетки с деформированными стенками занимали в среднем 60% площади листа. В отдельных случаях все клетки оказывались деформированными и лист скручивался.

Картину деформации стенок клеток вследствие неотхождения протоплазмы от оболочки в 1 М растворе сахарозы во время нагрева листа *M. affine* при 52° в течение трех минут наблюдала также Шайбмаир (Scheibmair, 1938).

Описаны случаи, когда клеточная оболочка непроницаема для молекул плазмолитика, а осмотическое отнятие воды происходит. При этом стенки клеток сморщиваются. Явление носит название циторриза (Штруггер, 1953). Мы наблюдали явление, напоминающее циторриз, только у клеток прогретых листьев, помещенных в слабо гипертонический раствор сахарозы (0.8 М).



Представляло интерес выяснить, наблюдаются ли закономерности, обнаруженные при исследовании теплоустойчивости клеток мохообраз-



Клетки листьев *Mnium affine* Bland., ×200.

*а* — клетки листа, прогретого в течение 5 минут при 54°, вода; *б* — клетки листа, прогретого в течение 5 минут при 54°, 0.8 М раствор сахарозы; *в* — то же, но другой участок листа; *г* — у клеток, изображенных на фиг. *в*, раствор сахарозы под покровным стеклом заменен водой. Изменение внешнего вида клеток происходит в течение 5 минут.

ных, также и у клеток цветковых растений. Опыты, проведенные на листьях *Cardamine pratensis* и *Tradescantia fluminensis*, показали, что при применении в качестве плазмолитиков растворов глицерина и азотнокислого калия не наблюдается достоверной разницы в теплоустойчивости

клеток этих видов (табл. 2, графы 5 и 6). По-видимому, клетки цветковых растений обладают меньшей чувствительностью к кратковременному (5—10-минутному) действию раствора $KNO_3$, чем клетки мхов. Повреждающее действие ионов калия на клетки высших растений при длительных воздействиях неоднократно отмечалось в литературе (Bogen, 1948; Фельдман, 1962; Барабальчук, 1970).

Изложенные выше факты свидетельствуют о токсичности растворов азотнокислого калия для клеток мохообразных. Следует также отметить нежелательность применения раствора сахарозы в качестве плазмолитика при исследовании теплоустойчивости клеток мхов. Растворы глюкозы, глицерина и азотнокислого кальция не оказывают токсического действия и вполне пригодны для исследования устойчивости клеток мохообразных плазмолитическим методом.

## ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 10 : 308—355. — Антропова Т. А. (1971). Температурная адаптация клеток мха *Mnium affine* Bland. Бот. ж., 56, 11 : 1681—1686. — Барабальчук К. А. (1970). Влияние ионов кальция, марганца, магния и калия на устойчивость растительных клеток. Цитология, 12, 5 : 609—621. — Библь Р. (1969). Действие ионизирующих излучений на растительные клетки. Цитология, 11, 5 : 604—615. — Фельдман Н. Л. (1962). Влияние сахаров на устойчивость клеток некоторых высших растений к нагреву и высокому гидростатическому давлению. Цитология, 4, 6 : 633—643. — Штруггер З. (1953). Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. — Bogen H. J. (1948). Untersuchungen über Hitzetod und Hitzeresistenz pflanzlicher Protoplaste. Planta, 36 : 298—340. — Richter H. (1968). Die Reaktion hochpermeabler Pflanzenzellen auf drei Gefrierschutzstoffe (Glyzerin, «Äthylenglykol, Dimethylsulfoxid). Protoplasma, 65, 1—2 : 155—166. — Scheibmair G. (1938). Hitzeresistenz — Studien an Moos-Zellen. Protoplasma, 29 : 394—424.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 XI 1972).



# СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524.4 (51)581.526.53

Е. М. Лавренко

## О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЦЕНТРАЛЬНОАЗИАТСКИХ СТЕПЕЙ

E. M. LAVRENKO. ON SOME STRUCTURAL PECULIARITIES OF PLANT COMMUNITIES OF CENTRAL-ASIATIC STEPPES

Выдающийся знаток степей юга европейской части СССР Г. Н. Высоцкий выделил в составе степных растительных сообществ два, как он писал, «социальных класса» — превалиды и ингредиенты. «Превалиды — господствующий класс — состоит из многолетников, более или менее прочно занимающих свое место, являющихся . . . главными производителями органической массы» (Высоцкий, 1915 : 1366). «За этим следует отдел малолетников, составляющих подчиненный класс ингредиентов» (там же : 1373). К малолетникам Г. Н. Высоцкий относит одно- и двулетники. Это разделение степных растений на два фитоценотипа первого порядка было принято другим большим знатоком растительности степей юга европейской части СССР И. К. Пачоским (1917); он сохранил термин ингредиент, но превалиды назвал компонентами, что следует признать неудачным, так как ингредиенты также являются компонентами степных растительных сообществ.

Понятие превалид не совпадает с понятием доминант; последним термином, как известно, обозначают господствующий (по покрытию или по массе) вид в растительном сообществе или в отдельной синузии сложных сообществ. Таким образом, превалиды — это все более или менее постоянные многолетние компоненты растительного сообщества, а ингредиенты — все однолетние и двулетние компоненты, количество особей которых резко меняется от года к году. Понятие об ингредиентах весьма близко к понятию об эксплерентах («выполняющие» виды) Л. Г. Раменского (1938).

Среди превалидов и ингредиентов степных сообществ можно выделить две эколого-фенологические группы: длительно- и коротковегетирующие растения. Активная жизнедеятельность первых охватывает весь вегетационный период, в том числе и его засушливую часть, а у вторых — только более прохладное время (весну, а у ряда видов и осень), когда влаги в почве еще достаточно, а термические условия не вызывают значительного повышения транспирации. Коротковегетирущие многолетники в советской ботанической литературе получили название эфемероидов, а коротковегетирующие однолетники, в большинстве случаев озимые, — эфемеров. Роль эфемероидов и эфемеров в растительных сообществах более южных степей (настоящих, в том числе сухих, и пустынных) обширной Евроазиатской степной области, простирающейся

от нижнего течения Дуная в Европе до среднего течения Сунгари в Маньчжурии, неодинакова в ее разных крупных частях. Только в более северных луговых степях, характерных для лесостепи, участие эфемероидов и эфемеров незначительно на всем протяжении степной области Евразии в широтном направлении.

В западной Причерноморско-Казахстанской степной подобласти (от нижнего Дуная до Алтая) количество эфемеров и эфемероидов в более южных степях относительно велико как в отношении богатства их видового состава, так, временами, и по их обилию в травостое степей. Так, например, эфемеры в степных сообществах западной Причерноморской степной провинции с ее более мягким климатом иногда развиваются в очень большом количестве. М. С. Шалыт (1938) в Аскания-Нова, на юге Украины, в сухостепных сообществах, с преобладанием *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. capillata* L., *S. ucrainica* P. Smirn., *Festuca valesiaca* Schleich. (*F. sulcata* auct.), насчитывал на площадке в 1 $м^2$ до 2000—3000 экз. *Erophila verna* (L.) Chevall. и других эфемеров. В годы с сухой весной эфемеры здесь развиваются гораздо менее обильно. Из эфемероидов в этих степях наиболее часты *Poa bulbosa* L. (обилен на сильно выпасаемых участках степи), *Tulipa schrenkii* Regel и некоторые другие.

В восточной Центральноазиатской степной подобласти, простирающейся от Алтая до Маньчжурской равнины — Сунляо, количество эфемеров и эфемероидов, наоборот, ничтожно или они вовсе отсутствуют.

Эти отличия в эколого-биологической структуре степных сообществ двух основных подобластей Евразии обусловливаются климатическими причинами: в пределах западной подобласти — образованием зимой довольно значительного снежного покрова, увлажняющего почву весной, выпадением осадков весной и осенью, достаточно благоприятными термическими условиями весной, а на западе подобласти и осенью; в восточной степной подобласти, наоборот, снежный покров в степях обычно незначительный, весна холодная и сухая, осень также холодная с частыми заморозками (Юнатов, 1950; Лавренко, 1954, 1970а, б). Эти различия климатических условий двух основных частей степной области показаны с помощью климадиаграмм в известном труде Г. Вальтера и Г. Лита «Klimadiagramm-Weltatlas» (Walter u. Lieth, 1964). [1]

Даже на востоке Причерноморско-Казахстанской степной подобласти, особенно в сухих и пустынных степях, сохраняется богатый состав эфемеров и эфемероидов, а также гемиэфемероидов, заканчивающих свою вегетацию в начале лета. Так, в пределах Центральноказахстанского мелкосопочника, т. е. в восточной части Заволжско-Казахстанской провинции (Лавренко, 1954, 1970а), в полосе сухих степей[2] и в полосе пустынных степей[3] встречается несколько десятков видов эфемеров, эфемероидов и гемиэфемероидов; подавляющее большинство их не заходит в пределы Центральноазиатской степной подобласти. Перечислим некоторые из них, преимущественно наиболее часто встречающиеся (Растительные сообщества. . ., 1969; Карамышева и Рачковская, 1973): эфемеры, заканчивающие, как и упомянутые далее эфемероиды, свою вегетацию и плодоношение в конце весны (в мае), — *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Roth, *Alyssum desertorum* Stapf, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *A. toxophylla* (Bieb.) N. Busch, *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Goldbachia pendula* Botsch., *Litvinovia tenuissima* (Pall.) Woronow, *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Tauscheria lasiocarpa* Fisch., *Androsace turczaninovii* Freyn, *Dracocephalum thymiflorum* L. и др.; эфемероиды — *Poa bulbosa* L., *Allium tulipifolium* Ledeb., *Gagea bulbifera* (Pall.) Schult., *G. pusilla* (Schmidt) Schult., *Rhinopetalum karelinii* Fisch., *Tulipa altaica* Pall., *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. f., *T. biflora* Pall., *T. patens* Agardh, *T. schrenkii* Regel, *Ranunculus polyrhizus* Steph., *Thalictrum isopyroides* C. A. Mey., *Megacarpaea megalocarpa* (Fisch.) B. Fedtsch., *Geranium tuberosum* L., *Valeriana tuberosa* L., *Scorzonera tuberosa* Pall. и др.; гемиэфемероиды, заканчивающие свою вегетацию и плодоношение в начале лета (в июне), — *Rheum tataricum* L. f., *Adonis wolgensis* Stev., *Ferula caspica* Bieb., *F. tatarica* Fisch., *Hymenolyma trichophyllum* (Schrenk) Korov., *Palimbia salsa* (L. f.) Bess., *Rindera tetraspis* Pall., *Scorzonera inconspicua* Lipsch., *Serratula cardunculus* (Pall.) Schischk., *S. dissecta* Ledeb. и др. Часть этих видов встречается и в сухих, и в пустынных степях, другие — только в пустынных степях; некоторые виды заходят в более северную и менее засушливую полосу (подзону) разнотравно-ковыльных степей. Большинство этих видов распространено в степях всей Причерноморско-Казахстанской степной подобласти; меньшая часть — только в пределах ее восточной Заволжско-Казахстанской провинции.

Из упомянутых выше видов в Центральноазиатской степной подобласти (западная часть Монголии, отчасти степная часть Забайкалья) встречаются только немногие степные эфемеры: *Alyssum desertorum*, *Chorispora tenella*, *Meniocus linifolius*, *Androsace turczaninovii*. Последний вид, как и *A. septentrionalis* L., широко распространенный в степных сообществах более северных подзон Евразиатской степной области, а в том числе и в степном Забайкалье и в северной части Монголии (на ее юге — в горах), на востоке своего ареала, в Центральноазиатской степной подобласти, имеет более растянутые сроки развития и в значительной степени теряет эфемерность, свойственную этим видам в степях Причерноморско-Казахстанской подобласти. В степном Забайкалье и в Северной Монголии довольно широко распространен еще один однолетний длительновегетирующий вид того же рода, сибирский по характеру ареала, — *A. lactiflora* Pall., близкий к *A. septentrionalis*.

Число эфемероидных видов в центральноазиатских степях ничтожно: один вид тюльпана — *Tulipa uniflora* (L.) Bess., встречающийся в более северных, преимущественно в горнолесостепных районах Забайкалья и Монголии (южносибирско-хангайско-даурский вид), и два вида *Gagea* — *G. pauciflora* Turcz. (южносибирский вид) и *G. provisa* Pasch. (южносибирский вид), свойственные каменистым степным склонам, солонцеватым степям, зарослям степных кустарников, остепненным лугам также преимущественно горнолесостепных районов Монголии и Забайкалья (Грубов, 1955; Пешкова, 1972).[1] Итак, в центральноазиатских степях чрезвычайно мало коротковегетирующих однолетников — эфемеров, но зато в растительном покрове этих степей, особенно сухих и пустынных, значительна роль длительновегетирующих, обычно яровых, однолетников, а также некоторых двулетников, заканчивающих свою жизнь и плодоносящихся в конце лета и осенью (конец августа—сентябрь). Вообще число видов длительновегетирующих, обычно яровых, однолетников, а также двулетников, во флоре степной части Центральной Азии велико, особенно в составе сем. *Chenopodiaceae*.[2]

В центральноазиатских степях имеется три типа природных (не связанных с деятельностью человека) местообитаний, к которым и приурочено особенно обильное развитие длительновегетирующих яровых однолетников и двулетников: 1) пролювиальные отложения днищ оврагов, особенно частых в пустынностепной и отчасти в сухостепной полосах (подзонах), обычно щебнисто-супесчаные, а также щебнисто-супесчаные и щебнисто-легкосуглинистые стенки этих оврагов; 2) пороги, нередко занимающие очень большие площади, и выбросы из нор весьма многочисленных в Монголии землероев-грызунов из родов Microtus, Meriones,

---

[1] К сожалению, в этом атласе мало климадиаграмм для Монгольской Народной Республики и соседних районов Китая.

[2] В полосе сухих степей главным зональным господствующим видом является *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.

[3] В пустынных степях основным господствующим видом является *S. sareptana* A. Beck., а на севере полосы также *S. lessingiana*; основной полукустарничковый вид — *A. gracilescens* Krasch. et Iljin из подрода *Seriphidium* рода *Artemisia*.

[1] Все эти три вида на обширной Западносибирской низменности отсутствуют.

[2] Это отмечает и Г. А. Пешкова (1972) даже для северных центральноазиатских степей в Забайкалье.

Rhombomys, Marmota и др. (Лавренко и Юнатов, 1952); 3) эоловые песчаные наносы, перемешанные с измельченными сухими остатками отмерших частей растений, около кустов видов *Caragana* — *C. microphylla* (Pall.) L., *C. pygmaea* (L.) DC., *C. leucophloea* Pojark. и др., а также в дерновинах *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (Лавренко, 1951). Скопления побегов видов *Caragana*, образующие «медальоны», а местами в сухостепных сообществах и группы крупных дерновин *Achnatherum splendens*, обусловливают характерную для степей Монголии фитогенную мозаичность растительных сообществ сухих и пустынных степей.

Указанные выше типы местообитаний, постоянная динамичность которых поддерживает инициальные стадии развития их растительного покрова, являются для растительности сухих и пустынных степей с господством многолетних дерновинных злаков и полукустарничковых полыней очагами обсеменения (инспермации) длительновегетирующих яровых однолетников и двулетников.

В растительных сообществах сухих степей Монголии с преобладанием *Stipa krylovii* Roshev., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitag., *Artemisia frigida* Willd., *A. adamsii* Bess. из длительновегетирующих малолетников чаще встречаются следующие виды, которые, видимо, могут быть и двулетниками и однолетниками: *Dontostemon integrifolius* (L.) C. A. Mey. (дауро-монгольский вид), *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge (восточноказахстанско-монгольский вид), *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. (восточносредиземный вид); первые два вида относятся к родам, основная часть ареала которых приурочена к Центральной Азии.

В пустынных степях с господством дерновинных злаков и луков — *Stipa klemenzii* Roshev., *S. gobica* Roshev., *S. glareosa* P. Smirn., *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi, *Allium polyrrhizum* Turcz. и полукустарничков из родов *Ajania*, *Artemisia*, *Anabasis* и др., в связи с редким покровом доминантов (превалидов) и наличием больших междерновинных промежутков больше видов длительновегетирующих малолетников. Упомянем более обычные однолетники: *Aristida heymannii* Regel (восточносредиземный вид), *Enneapogon borealis* (Griseb.) Honda (североцентральноазиатский вид), *Eragrostis minor* Host (широко распространенный вид), *Bassia dasyphylla* (Fisch. et Mey.) Kuntze (центральноазиатский вид), *Salsola pestifera* Nels. (средиземный вид), *Artemisia pectinata* Pall. (северогобийско-монгольский вид), *A. intricata* Franch. (северогобийско-монгольский вид), *A. scoparia* (см. выше) и др.[1] Большинство этих видов заходит более или менее далеко на север в пределы полосы сухих степей.

На плоских и маломощных эоловых скоплениях песка в «медальонах» высокого злака *Achnatherum splendens*, приуроченных к окраинам низин или к днищам неглубоких понижений, в условиях мелкосопочно-увалистого рельефа в полосе сухих и на северной окраине пустынных степей произрастают многие из упомянутых выше однолетников; кроме того, здесь распространены виды олиготипного, преимущественно центральноазиатского рода *Axyris* — *A. hybrida* L. (центральноазиатский вид, заходящий также в восточную часть Казахстана и гор Средней Азии) и реже *A. prostrata* L. (центральноазиатский вид). Многие из упомянутых выше длительновегетирующих однолетников в большем или меньшем количестве развиваются и на антропогенных местообитаниях: по окраинам дорог, на мусорных местах, полях.

Обращает на себя внимание преобладание среди упомянутых выше малолетников (преимущественно однолетников) видов с центральноазиатскими ареалами того или иного их варианта. В сухие годы (например, по нашим наблюдениям, в 1951 и 1970 гг.) эти виды развиваются в небольшом количестве, но в более влажные (например, в 1950 и 1971 гг.) — в большем обилии и создают довольно значительную фитомассу; это особенно относится к *Salsola pestifera*, *Artemisia pectinata* и *A. scoparia*. Последний вид в более влажные годы развивается иногда в сухих степях в таком большом количестве, что скрывает под своим пологом основной злаковый степной покров (см. также Юнатов, 1954). В более влажные годы *A. pectinata* и *A. scoparia* иногда развиваются в большом обилии и в северогобийских пустынных сообществах с господством пустынных полукустарничков (*Salsola passerina* Bunge и др.).

[1] *Artemisia scoparia* и *A. pectinata* в зависимости от метеорологических условий могут заканчивать свой жизненный цикл в течение одного или двух лет (Юнатов, 1954).



Таким образом, ингредиенты в степных сообществах Центральноазиатской степной подобласти представлены длительновегетирующими однолетниками и двулетниками, иногда эндемичными для этой подобласти, что является характерной чертой структуры этих сообществ.

Следует отметить, что аналогичные географические закономерности в распространении эфемеров и эфемероидов известны и в Сахаро-Гобийской (Афро-Азиатской) пустынной области. Так, в Ирано-Туранской пустынной подобласти, соседствующей на севере с Причерноморско-Казахстанской степной подобластью, и в Сахаро-Аравийской пустынной подобласти эфемеры и эфемероиды в видовом отношении многочисленны, а местами даже образуют особые сообщества (*Poa bulbosa* L., *Carex pachystylis* J. Gay).[1] В Центральноазиатской пустынной подобласти, как и в одноименной степной подобласти, эфемеры и эфемероиды обычно отсутствуют и появляются только в пограничных районах с Ирано-Туранской пустынной подобластью.

## ЛИТЕРАТУРА

Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 10—11. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 67. — Грубов В. И. (1966). Маревые. Растения Центральной Азии, 2. — Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — Лавренко Е. М. (1951). О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. Вопр. географ., 24. — Лавренко Е. М. (1954). Степи Евразиатской степной области, их география, динамика и история. В кн. Вопросы ботаники, 1. — Лавренко Е. М. (1970а). Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 5. — Лавренко Е. М. (1970б). Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 12. — Лавренко Е. М. и А. А. Юнатов. (1952). Залежный режим в степях как результат воздействия полевки Брандта на степной травостой и почву. Бот. ж., 37, 2. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губ. II. Степи. — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора байкальской Сибири. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. (1969). Биокомплексные исследования в Казахстане, 1. — Шалыт М. С. (1938). Растительность степей Аскания-Нова. Изв. Крымск. пед. инст., 7. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 39. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. АН СССР, 56. — Walter H. u. H. Lieth. (1964). Klimadiagramm-Weltatlas, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 V 1973).

[1] Следует отметить, что в указанных пустынных подобластях более или менее многочисленны и длительновегетирующие однолетники, особенно в сем. *Chenopodiaceae*, произрастающие преимущественно на засоленных и легких почвах. Соответствующие виды обычно эндемичны для указанных пустынных подобластей и не заходят или незначительно заходят в пустыни Центральной Азии.

УДК 581.5+581.524]576.16

А. В. Галанин

# ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ КОНКРЕТНОЙ ФЛОРЫ
## (их выделение и анализ)

A. V. GALANIN. ECOLOGO-COENOBIOTIC ELEMENTS OF CONCRETE FLORA (THEIR DISTINGUISHING AND ANALYSIS)

Выявление эколого-ценотических элементов производилось путем расчета межвидовых сопряжений по альтернативным признакам. В одну эколого-ценотическую группу объединены виды, имеющие приблизительно равную общую встречаемость, экологические амплитуды которых в значительной степени совпадают. Результаты работы показали наличие высокой экологической индивидуальности видов. Между географическим составом всей флоры и составом отдельных эколого-ценотических элементов существует некоторое несоответствие.

Настоящее исследование было проведено летом 1970 г. в одном из центральных районов Чукотского полуострова (среднее течение р. Эргувеем). Район Эргувеем расположен в пределах Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. Сопочные массивы высотой 400—800 м сочетаются здесь с обширными пространствами межгорных депрессий, в пределах которых наблюдаются всхолмления со щебнистыми бугорковатыми вершинами и интенсивно заболоченные, часто заполненные водой понижения. Склоны сопок террасированы, многие террасы перекрыты суглинком и заболочены. Плоские вершины сопок и нагорные террасы несут черты криогенной сортировки обломочного материала и имеют нанорельеф в виде системы каменных колец, опоясывающих бугорки.

Склоны сопок резко переходят в пологие шлейфы и конуса выноса, где поверхностный слой суглинка содержит включения грубого обломочного материала. Шлейфы и конуса выноса имеют грядовый и бугорковатый криогенный микрорельеф. Криогенные процессы наблюдаются и на склонах сопок средней крутизны (полосы, медальоны и т. д.), на крутых же склонах преобладают осыпи, в результате чего под такими склонами образуются россыпи незадернованного обломочного материала.

Для района характерна густая речная сеть. В долинах более крупных рек (Эргувеем, Ватамкайваам, Пепенвеем) хорошо выражены пойма и первые надпойменные террасы, в пределах которых можно выделить следующие элементы: галечные и песчаные пляжи, береговые валы, заболоченные участки первой надпойменной террасы, берега старичных озер, заиленные берега временных проток.

Климат района арктический, умеренно океанический (Клюкин, 1960). Средняя температура января приблизительно —25°, июля — +7°, причем зимой возможны оттепели, а летом — заморозки и выпадение снега. Осадков за год выпадает около 700 мм, на холодное время приходится 120—130 мм. Лето короткое, снег стаивает к середине июня и выпадает во второй половине сентября.

Благодаря расчлененному рельефу и сильным ветрам происходит перераспределение снега, и в депрессиях, оврагах, поймах рек и местах перегибов склонов образуются огромные снежники, которые едва успевают полностью стаять к концу лета. На многих мелких речках и ручьях зимой образуются наледи площадью в несколько десятков гектар.

Летняя облачность и большое количество жидких осадков способствуют переувлажнению и заболачиванию. Вода часто сочится по шлейфам и широким ложбинам стока. Район расположен в зоне сплошного распространения вечной мерзлоты (Клюкин, 1960). Мерзлота, особенно в условиях влажного климата, является основным фактором формирования микро- и нанорельефа и обусловливает высокую подвижность субстрата.



Флора района Эргувеем насчитывает 297 видов сосудистых растений, из них арктических 59, аркто-альпийских 156, гипоарктических и гипоаркто-монтанных 61, бореальных 19, аркто-бореальных 2. Долготный географический спектр флоры следующий: циркумполярных видов 104, широко распространенных в Евразии, не идущих в Америку 26, узко распространенных в Евразии (к востоку от р. Колымы), не идущих в Америку 16, евразиатско-западноамериканских 48, собственно восточносибирско- и чукотско-западноамериканских (в широком смысле, берингийских) 35, сибирско- и восточносибирско-американских 18, восточночукотско-американских 1, видов узкораспространенных, ареал которых занимает Чукотский полуостров, п-ов Сьюард, острова Берингова и Чукотского морей (узкоберенгийских) 16. Приведенные цифры характеризуют флору как арктическую, берингийского склада.

Наиболее представительными по числу видов семействами являются: злаки (32 вида), осоковые (31), сложноцветные (28), гвоздичные (23), ивовые (19), розоцветные (18), камнеломковые (17), норичниковые (11), ситниковые (11), бобовые (9), вересковые (9).

Целью работы было выявление эколого-ценотических элементов конкретной флоры данного района. В связи с этим мы занимались разработкой и опробованием метода межвидовых сопряженностей, впервые примененного к растительному покрову целого ландшафтного района.

В понимании конкретной флоры мы следуем А. И. Толмачеву (1931, 1932). Согласно принятой методике, площадью выявления конкретной флоры следует считать территорию порядка 100 км², в пределах которой с некоторой повторностью выявляется весь набор местообитаний (фаций), присущих данному ландшафту. В пределах этой территории на сходных местообитаниях обнаруживаются сходные наборы видов.

Эколого-ценотический элемент конкретной флоры объединяет виды со сходным распределением в растительном покрове данного района. Совокупность эколого-ценотических элементов отражает флористическую структуру растительного покрова на ландшафтном, или топологическом,[1] уровне организации. На этом уровне распределение видов определяется эдафическими, микро- и мезоклиматическими факторами, в отличие от более высоких географических уровней, на которых ведущая роль принадлежит факторам макроклиматическим и историческим.

Характер эколого-ценотического распределения каждого вида может быть установлен путем определения сходства—различия между распределениями данного и остальных видов конкретной флоры. При использовании этого способа следует учитывать два важных момента: сходство—различие видов по общей встречаемости в растительном покрове и сходство—различие по совместной встречаемости.

Распределение видов в растительном покрове носит в значительной степени статистический, вероятностный характер. В связи с этим Л. Г. Раменский (1925) писал: «Глубину, ясность и определенность обстановки физического эксперимента приходится заменять сравнительной обработкой экстенсивного, поверхностного, но зато широко собранного материала массовых наблюдений». Кроме массовости материала, при статистическом исследовании объекта необходимо соблюдение принципа репрезентативности, согласно которому в выборке должны быть представлены все варианты генеральной совокупности с сохранением количественных отношений между ними, существующих в генеральной совокупности (Василевич, 1969). При описании растительности проблема репрезентативности встает особенно остро, в связи с тем, что выборка состоит не из дискретных единиц, а из более или менее однородных участков, «вырезаемых» из растительного покрова.

Случайный отбор образцов, дающий наиболее репрезентативную выборку, к растительности большой территории практически неприменим.

---

[1] Здесь имеется в виду ландшафтный, или топологический, уровень в смысле В. Б. Сочавы (1972).

Это связано с тем, что за пределами исследованной территории соотношение площадей элементов ландшафта существенно меняется, и поэтому случайная выборка репрезентативна только относительно этой территории. Кроме того, заложение площадок методом случайных чисел на большой территории связано с огромными затратами времени и труда, которые, в силу вышеотмеченных обстоятельств, ни в какой мере не оправданы.

Нами был использован комбинированный способ: сочетание пропорционального отбора ключевых участков с систематическим отбором описаний в пределах этих участков. Три ключевых участка представляли собой квадраты по 9 км² каждый, расположенные с учетом охвата всех элементов ландшафта в пределах района, площадь которого составляла приблизительно 150 км². Расстояния между центрами конкретных описаний составляли 300 м. Описывались однородные на глаз участки растительного покрова, площадью не менее 20 м². В том случае, когда однородность прослеживалась на значительной площади, детально обследовался участок в 100 м². Всего было составлено 450 геоботанических описаний.

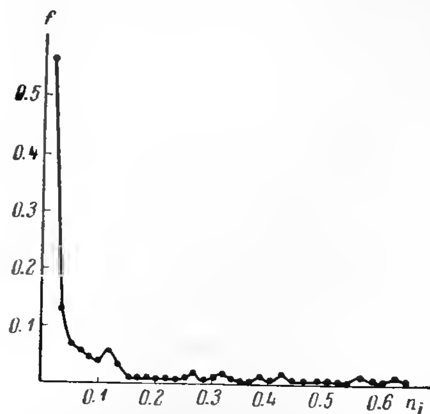



**Рис. 1.** Распределение видов конкретной флоры Эргувеем по общей встречаемости в растительном покрове.

*По оси абсцисс* — встречаемость; *по оси ординат* — число видов.

При обработке использовались только данные встречаемости видов, показатели обилия не учитывались. В процессе обработки применялись перфокарты типа К-5. Путем прямого кодирования на перфокарты, каждая из которых несет информацию об одном виде, наносились данные о его встречаемости в описаниях, соответствующих номерам перфорации. Путем подсчета вырезов определялась общая встречаемость ($n_A$), равная отношению числа описаний с присутствием данного вида к общему числу описаний в выборке, а путем подсчета вырезов, совпадающих при наложении двух перфокарт, определялась совместная (попарная) встречаемость ($n_{A/B}$), равная отношению числа описаний, в которых встречаются оба вида вместе, к общему числу описаний в выборке.

На основании полученных данных по общей встречаемости видов построена кривая распределения (рис. 1). Она показывает соотношение между числом видов и их встречаемостью в растительном покрове. Около 60% всех видов флоры встречаются менее чем в 2% описаний. Число же видов с высокой встречаемостью очень мало. Сильная растянутость кривой по оси $X$ говорит о широком варьировании встречаемостей видов (до 64%). Благодаря наличию на кривой распределения деформаций деление видов на классы встречаемости становятся более естественным, так как границы между классами выбраны при тех значениях встречаемостей, на которые приходится меньшее число видов. При известной условности границ это позволяет сократить число граничных видов в классах до минимума. Всего выделено 5 классов по встречаемости: 1) $0.7 \geqslant n \geqslant 0.3$; 2) $0.3 > n \geqslant 0.1$; 3) $0.1 > n \geqslant 0.5$; 4) $0.05 > n \geqslant 0.015$; 5) $0.015 > n \geqslant 0.000$.

Матрицы совместной встречаемости составлялись отдельно для каждого класса, за исключением пятого. Кроме того, совместная встречаемость определялась для видов соседних классов. Как нам представляется, подобный послойный метод анализа позволяет существенно уменьшить искажения, возникающие при расчете сопряженности между видами с разной встречаемостью, так как в этом случае в пределах одного класса диапазон изменения встречаемостей сравниваемых между собой видов по сравнению со всей флорой значительно снижен. Такой подход позволяет проанализировать всю флору целиком, не отбрасывая виды с высокой встречаемостью. Расчет же сопряженности между видами соседних классов позволяет увязать структуры, полученные в пределах отдельных классов в единую систему. Группы, выделенные таким путем, объединяют виды, сходные по двум параметрам — общей и совместной встречаемости.



Статистическая оценка распределения встречаемости двух видов основана на расчете степени отклонения их совместной встречаемости (в случае независимоти распределений) от действительно наблюдаемой совместной встречаемости. В качестве меры статистического сходства распределений видов в геоботанике используется несколько коэффициентов сопряженности (Cole, 1949; Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969, и др.), которые основаны на оценке распределения описаний по клеткам четырехпольной таблицы.

В нашем случае абсолютная величина сопряженности не играет большой роли, и оценка эколого-ценотического сходства видов может быть произведена по трехбалльной шкале: 1) достоверная положительная сопряженность, 2) достоверная сопряженность отсутствует, 3) достоверная отрицательная сопряженность. При оценке достоверности сопряженности был использован метод $\chi^2$ (Василевич, 1969). Применение метода послойного анализа позволяет сократить число вычислений величин достоверности в пределах каждого класса встречаемости до нескольких, т. е. рассчитывать пороговое значение отклонения наблюдаемой встречаемости от (теоретической) ожидаемой, которое достоверно при данном объеме выборки. Определив наименьшее значение отклонения, достоверное для данного класса, мы отбираем пары видов (A и B), отклонение встречаемостей у которых выше порогового значения. Степень сопряженности расчитывалась по формуле:

$$r = \frac{n^{\text{набл.}}_{A/B} - n^{\text{теорет.}}_{A/B}}{n^{\text{теорет.}}_{A/B}},$$

где $n^{\text{набл.}}_{A/B} = \frac{a}{N}$, $n^{\text{теорет.}}_{A/B} = \frac{(a+b)(a+c)}{N^2}$; $a$ — число описаний, в которых встречаются оба вида; $b$ — число описаний, в которых встречается первый вид, но не встречается второй; $c$ — число описаний, в которых встречается второй вид, но не встречается первый; $N$ — число всех описаний.

Организация матриц производилась на основе построения графов. Результаты представлены на рис. 3, 4. Кружки с соответствующим номером обозначают виды. В зависимости от степени сопряженности они соединены линиями разной толщины.

На рис. 2 представлены виды 1-го класса встречаемости. Среди них выделяются 2 группы положительно сопряженных видов и группа видов, слабо сопряженных как между собой, так и с видами первых двух групп. Первая группа состоит из *Poa malacantha* (21), *Luzula confusa* (63), *Salix phlebophylla* (74), *Minuartia arctica* (107), *M. macrocarpa* (108), видов, которые имеют широкую экологическую амплитуду и распространены в щебнистых пятнистых и куртинных тундрах на склонах сопок и нагорных террас. Вторая группа более многочисленна, в нее входят *Eriophorum vaginatum* (38), *E. angustifolium* (39), *Carex lugens* (44), *Salix fuscescens* (79), *Betula exilis* (87), *Salix pulchra* (82), *Carex stans* (43), которые также имеют широкую экологическую амплитуду, но встречаются в осоково-пушицевых, пушицевых кочкарных и разнотравно-осоково-кустарничковых тундрах надпойменных террас, равнин, шлейфов и обширных нагорных террас. Группа слабосопряженных видов состоит из *Hierochloë alpina* (5), *Diapensia obovata* (206), *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (208), которые имеют еще более широкую экологическую амплитуду. *Hierochloë alpina* встречается как в сухих щебнистых и щебнисто-суглинистых тундрах, так и в составе полигонально-валиковых болот на торфянистых микроповышениях. *Diapensia obovata*, встречаясь на сухих нагорных

террасах и пологих склонах сопок, нередко заходит на сырые суглинисто-щебнистые участки шлейфов, изредка встречается на сухих торфяных буграх. *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* по широте экологической амплитуды не уступает *Hierochloë alpina*, но в отличие от нее на сильно обдуваемых участках не встречается.

К групше положительно сопряженных видов горных местообитаний тесно примыкают *Dryas punctata* (171) и *Cassiope tetragona* (200). Дриада встречается в сухих щебнистых тундрах склонов и вершин сопок, нагорных террас, часто выходит на шлейфы, старые галечники надпойменных террас. Кассиопея приурочена к местам, где расположены снежники, но в данном районе встречается очень часто благодаря их широкому распространению. Это суглинистые щебнистые пятнистые тундры на шлейфах и внутренних частях обширных нагорных террас. *Polygonum viviparum* (94) и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphylla* (207) примыкают к группе видов равнинных местообитаний, но встречаются и в сухих щебнистых (голубика) и сырых щебнисто-суглинистых тундрах (горец) нагорных террас, шлейфов и пологих склонов.

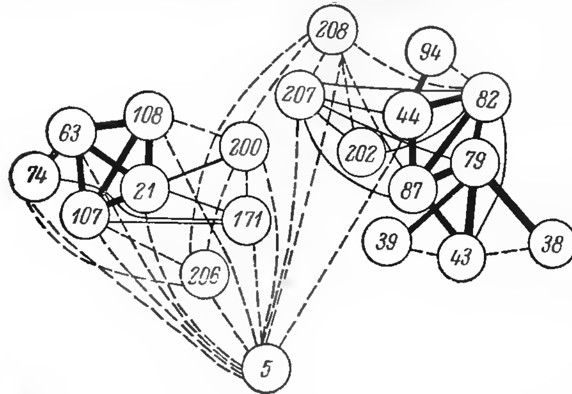



Рис. 2. Сопряженности видов 1-го класса встречаемости.

*Номера в кружках* — виды (названия их приведены в тексте); *характер линий*, соединяющих кружки (прерывные, сплошные, тонкие, толстые), показывает степень сопряженности видов.

На рис. 3 изображены виды 2-го класса встречаемости. Степень дискретности образуемой ими структуры ниже, чем в 1-м классе, хотя закономерная ориентация видов выражена плохо. В целом структура напоминает шнур с утолщениями на концах и перетяжкой в средней части. С одного конца группируются виды равнинных, с другого — горных местообитаний. В центре — непрочное скопление видов, характерных для сырых суглинистых и суглинисто-щебнистых тундр разных вариантов и оттенков. Анализ сопряженности между видами 1-го и 2-го классов позволяет равнинные виды обоих классов объединить в один комплекс. В подобный комплекс объединяются и виды горных местообитаний. Таким образом, во 2-м классе встречаемости происходит наращивание групп видов, выявленных в 1-м классе. Кроме того, на этом уровне может быть выделено сочетание видов, промежуточных по своей экологии между краевыми группами. Это *Carex misandra* (49), *Arctagrostis latifolia* (9), *Polygonum ellipticum* (93), *Salix reticulata* (76), *Novosieversia glacialis* (170), *Pedicularis willdenovii* (219), *Hedysarum obscurum* s. l. (192), *Polygonum tripterocarpum* (92), *Antennaria friesiana* (243), *Pedicularis capitata* (217). Перечисленные виды не образуют замкнутой системы, что соответствует и характеру их экологии. У *Carex misandra* экологический оптимум — в сырых пятнистых суглинистых и суглинисто-щебнистых тундрах, однако она встречается и в осоково-пушицевых болотах вместе с *C. rotundata* и *C. lugens*, *Acrtagrostis latifolia* встречается в таких же группировках, но сильнее тяготеет к участкам с хорошим дренажем. *Polygonum ellipticum* часто входит в состав разнотравно-кустарничково-моховых шлейфов, конусов выноса и нагорных террас на хорошо увлажненных, но не заболоченных участках. *Salix reticulata* встречается в верхней части шлейфов склонов, конусов выноса, на внутренних и средних частях нагорных террас, в местах с интенсивным подтоком оснований. *Novosieversia glacialis* входит в состав более сухих щебнисто-суглинистых тундр нагорных террас и пологих склонов сопок. *Pedicularis willdenovii* встречается в сырых разнотравно-осочковых тундрах шлейфов и нагорных террас. *Hedysarum obscurum* обитает на сухих галечниках пойм, на надпойменных террасах, сухих участках шлейфов и нагорных террас, реже на пологих склонах сопок. *Polygonum tripterocaprum* в данном районе служит неплохим индикатором участков с хорошим дренажем и селится на шлейфах склонов и нагорных террасах. *Antennaria friesiana* является видом горным, но нередко заходит в пятнистые щебнисто-суглинистые тундры шлейфов и конусов выноса. *Pedicularis capitata* растет в сухих щебнистых тундрах шлейфов и нагорных террас.



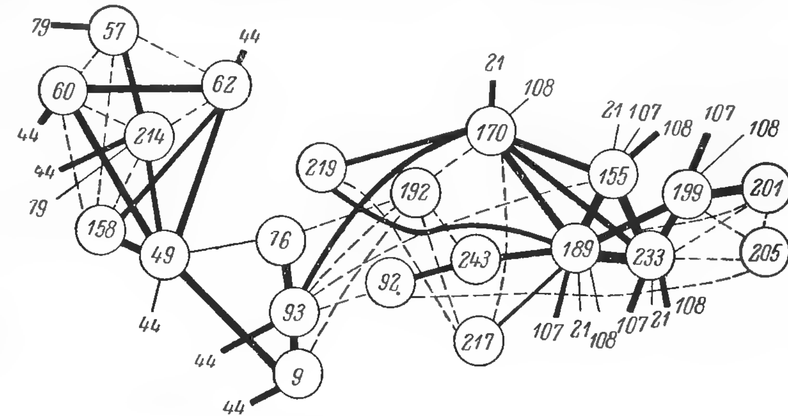



Рис. 3. Сопряженности видов 2-го класса встречаемости.

*Номера в кружках* — виды 2-го класса, *номера без кружков* — виды 1-го класса.

Для сухих щебнистых тундр склонов сопок и нагорных террас характерны *Oxytropis tschuktschorum* и *Artemisia furcata*, которые изредка встречаются и в суглинисто-щебнистых тундрах с достаточным увлажнением.

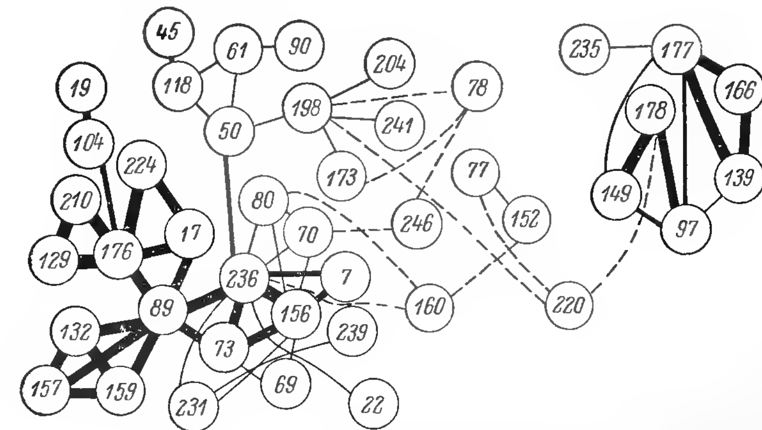



Рис. 4. Сопряженности видов 3-го класса встречаемости.

Обозначения те же, что на рис. 2.

*Arctous alpina* и *Empetrum nigrum* приурочены к сухим щебнистым участкам нагорных террас и пологих склонов сопок в их нижней части, там, где скапливается достаточное количество снега, но где он стаивает не очень поздно и «нивальности» не наблюдается.

Виды равнинных местообитаний (*Carex algida*, *Juncus castaneus*, *J. biglumis*, *Saxifraga foliolosa*, *Pedicularis sudetica* ssp. *albolabiata* встречаются в сырых разнотравно-осоковых-моховых тундрах шлейфов, обширных нагорных террас, в местах с интенсивным минеральным подтоком, часто вдоль ручейков. Это весьма распространенные виды, которые нередко заходят и в обычные осоково-пушицевые тундры.

На рис. 4 изображены виды 3-го класса встречаемости. Здесь выделяются 2 группы.

Первая группа *Silene stenophylla* (97), *Draba stenopetala* (139), *Ermania parryoides* (149), *Saxifraga eschscholtzii* (166), *Potentilla uniflora* (177), *P. elegans* (178). Это горные виды с относительно узкой экологической амплитудой, обитатели сухих щебнистых малоснежных тундр (крутые щебнистые склоны, вершины сопок, наружные части нагорных террас).

Вторая группа имеет оригинальное и сложное строение, объединяя виды, тяготеющие к луговинным и нивальным тундрам. Через *Oxyria digina* в луговинно-нивальный комплекс связываются 3 подгруппы видов. Первая состоит из *Cardamine bellidifolia* (132), *Saxifraga porsildiana* (157), *Saxifraga hyperborea* (159) — это виды с узконивальной экологией. Они встречаются в местах образования больших снежников и наледей. Вторая подгруппа включает *Salix polaris* (73), *Saxifraga nelsoniana* (156), *Artemisia arctica* (236), *Trisetum spicatum* (7), которые тяготеют к местам скопления снега, но избегают участков, где он залеживается очень долго. В третью подгруппу входят виды, которые тяготеют к луговинным тундрам: *Festuca altaica* (17), *Thalictrum alpinum* (129), *Androsace bungeana* (210), *Gentiana glauca* (224), *Potentilla emarginata* (176).

Ко второй подгруппе примыкает несколько видов: *Luzula nivalis* (69), *Lloydia serotina* (70), *Salix chamissonis* (80), *Valeriana capitata* (231), *Nardosmia frigida* (239), которые тяготеют к хорошо укрываемым снегом местам, но встречаются и в других тундрах.

Эколого-ценотическая структура конкретной флоры района среднего течения р. Эргувеем

| Классы встречаемости | Эколого-ценотические комплексы | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Г | Р | Т | Н |
| 1 | 1Г | 1Р | 1Т | — |
| 2 | 2Г | 2Р | 2Т | — |
| 3 | 3Г | 3Р | 3Т | 3Н |

В очень нечеткое образование связаны *Carex atrofusca* (50), *Beckwithia chamissonis* (118), *Juncus albescens* (61), *Carex holostoma* (45), *Rumex arcticus* (90), *Rhododendron parvifolium* (189), *Loiseleuria procumbens* (204), *Saussurea angustifolium* (241), *Dryas octopetala* (173), которые по характеру экологии связаны с сырыми пятнистыми суглинисто-щебнистыми тундрами шлейфов, в местах с интенсивным подтоком оснований.

Следует отметить, что полученный нами объем выборки оказался недостаточным для выявления сходства—различия видов 4-го класса встречаемости (отклонения наблюдаемых встречаемостей от теоретических — недостоверные).

Полученные данные говорят о том, что метод послойного корреляционного анализа флоры позволяет выделить группы сходных по характеру экологического ареала видов в классах с относительно высокой встречаемостью. Для анализа же видов с низкой встречаемостью получить достоверные данные по сопряженности не удалось. Несмотря на это, опробованный здесь метод может быть рекомендован для работы в тундровых и лесотундровых ландшафтах, так как редкие виды могут быть разделены на экологические группы на основе визуальных наблюдений или же отнесены к уже выделенным группам.

На основании построенных графов составлена развернутая схема эколого-ценотической структуры конкретной флоры района Эргувеем. Всего статистическим способом выделено четыре эколого-ценотических комплекса: 1) виды горных местообитаний — Г; 2) виды, занимающие промежуточное положение в корреляционной структуре между 1-м и 3-м комплексами, — Т; 3) виды равнинных местообитаний — Р; 4) виды нивально-луговинных местообитаний — Н. На основе визуальных наблюдений в 4-м и 5-м классах встречаемости могут быть выделены еще два комплекса видов пойменных местообитаний и прибрежно-водных видов. Комплексы Г, Р и Т имеют представителей во всех трех классах встречаемости, комплекс Н только в 3-м классе (см. таблицу).



Содержание клеток таблицы раскрыто в списках видов эколого-ценотических групп и комплексов. В этих списках кратко охарактеризованы особенности долготного и широтного географического распространения видов.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП И КОМПЛЕКСОВ КОНКРЕТНОЙ ФЛОРЫ ЭРГУВЕЕМ

### Г. Горные виды

1-й класс встречаемости.

1. *Poa malacantha* Kom., чукотско-западноамериканский аркто-альпийский.
2. *Luzula confusa* Lindl., циркумполярный аркто-альпийский.
3. *Salix phlebophylla* Anderss., чукотско-западноамериканский аркто-альпийский.
4. *Minuartia arctica* (Stev. ex Sér.) Aschers. et Graebn., сибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
5. *M. macrocarpa* (Pursch) Ostenf., сибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
6. *Dryas punctata* Juz., евразиатско-западноамериканский аркто-альпийский.

2-й класс встречаемости.

1. *Oxytropis tschuktschorum* Jurtz., охотско-чукотско-западноамериканский и аркто-альпийский.
2. *Antennaria friesiana* (Trautv.) Ekman, собственно восточносибирско-американский арктический.
3. *Novosieversia glacialis* (Adam) F. Bolle, сибирско-западноамериканский и аркто-альпийский.
4. *Saxifraga firma* Litw. ex A. Los., собственно восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
5. *Artemisia furcata* M. B., восточносибирский аркто-альпийский.
6. *Rhododendron kamtschaticum* Pall., охотско-восточночукотско-западноамериканский гипоаркто-монтанный.
7. *Arctous alpina* (L.) Nied., циркумполярный гипоаркто-монтанный.
8. *Empetrum nigrum* L. s. l., циркумполярный гипоаркто-монтанный.

3-й класс встречаемости.

1. *Silene stenophylla* Ledeb., собственно восточносибирский аркто-альпийский.
2. *Draba stenopetala* Trautv., охотско-восточночукотско-западноамериканский аркто-альпийский.
3. *Ermania parryoides* Cham. ex Botsch., собственно восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
4. *Saxifraga eschscholzii* Sternb., чукотско-западноамериканский аркто-альпийский.
5. *Potentilla uniflora* Ledeb., восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
6. *P. elegans* Cham. et Schlecht., собственно восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
7. *Artemisia borealis* Pall., циркумполярный гипоаркто-монтанный.

### Р. Равнинные виды

1-й класс встречаемости.

1. *Eriophorum vaginatum* L. ssp. *spissum* (Fern.) Hult., собственно восточносибирско-американский арктический вид.
2. *E. angustifolium* Honck., циркумполярный аркто-бореальный.
3. *Carex stans* Drej., циркумполярный арктический.
4. *C. lugens* H. T. Holm, собственно восточносибирско-американский гипоарктический.

5. *Salix fuscescens* Anderss., восточносибирско-западноамериканский гипоарктический.
6. *Betula exilis* Sukacz., восточносибирско-западноамериканский гипоарктический.
7. *Salix pulchra* Cham., сибирско-западноамериканский гипоарктический.
8. *Polygonum viviparum* L., циркумполярный аркто-альпийский.
9. *Ledum decumbens* (Ait.) Small, сибирско-американский гипоаркто-монтанный.

б) 2-й класс встречаемости.
1. *Carex algida* Turcz. ex V. Krecz., сибирско-американский гипоарктический.
2. *C. misandra* R. Br., циркумполярный аркто-альпийский.
3. *Juncus castaneus* Smith, циркумполярный аркто-альпийский.
4. *J. biglumis* L., циркумполярный аркто-альпийский.
5. *Saxifraga foliolosa* R. Br., циркумполярный аркто-альпийский.
6. *Pedicularis sudetica* Willd. ssp. *albolabiata* Hult., восточносибирско-американский аркто-альпийский.

3-й класс встречаемости.
1. *Carex holostoma* Drej., почти циркумполярный аркто-альпийский.
2. *C. atrofusca* Schkuhr. циркумполярный спорадический аркто-альпийский.
3. *Juncus albescens* (Lange) Fernald, восточносибирско-американский аркто-альпийский.

### Т. Виды, занимающие промежуточное положение в корреляционной системе

1-й класс встречаемости.
1. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, циркумполярный аркто-альпийский.
2. *Diapensia obovata* (F. Schmidt) Nakai, восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
3. *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult., циркумполярный аркто-альпийский.
4. *Vaccinium vitis-idaea* L. ssp. *minus* (Lodd.) Hult., циркумполярный гипоарктический.

2-й класс встречаемости.
1. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., циркумполярный аркто-альпийский.
2. *Polygonum bistorta* L. ssp. *ellipticum* (Willd.) Petrovsky, собственно восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
3. *Salix reticulata* L., почти циркумполярный аркто-альпийский.
4. *Pedicularis wildenovii* Vved., евразиатско-западноамериканский аркто-альпийский.
5. *Polygonum tripterocarpum* A. Gray, ex Rothrock., восточносибирский гипоарктический.
6. *Hedysarum obscurum* L. s. l., евразиатско-западноамериканский аркто-альпийский.
7. *Pedicularis capitata* Adams, восточносибирско-американский аркто-альпийский.

3-й класс встречаемости.
1. *Rohdiola atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et Mey., охотско-чукотско-западноамериканский аркто-альпийский.
2. *Salix chamissonis* Anderss., охотско-восточночукотско-западноамериканский аркто-альпийский.
3. *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., сибирско-западноамериканский аркто-альпийский.



4. *Nardosmia frigida* (L.) Hook., евразиатско-западноамериканский гипоарктический.
5. *Luzula nivalis* Laest., циркумполярный аркто-альпийский.
6. *Beckwithia chamissonis* (Schlecht.) Toim., чукотско-западноамериканский арктический.
7. *Rhododendron parvifolium* Adams, собственно восточносибирской гипоаркто-монтанный.
8. *Rumex arcticus* Trautv., сибирско-западноамериканский арктический.
9. *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., европейско-американско-собственно-восточносибирский аркто-альпийский.
10. *Saussurea angustifolia* (Willd.) DC., чукотско-американский гипоарктический.
11. *Dryas octopetala* L., евразиатско-западноамериканский аркто-альпийский.
12. *Salix sphenophylla* A. Skv., восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
13. *Saxifraga grandipetala* (Engler et Irmsch.) A. Los., чукотско-западноамериканский арктический.

### Н. Нивальные виды 3-го класса встречаемости

1. *Oxyria digyna* (L.) Hill, циркумполярный аркто-альпийский.
2. *Salix polaris* Wahlenb., евразиатско-западноамериканский аркто-альпийский.
3. *Cardamine bellidifolia* L., циркумполярный аркто-альпийский.
4. *Saxifraga porsildiana* (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky, чукотско-западноамериканский аркто-альпийский.
5. *Saxifraga hyperborea* R. Br., циркумполярный аркто-альпийский.
6. *Festuca altaica* Trin., восточносибирско-западноамериканский гипоаркто-монтанный.
7. *Potentilla emarginata* Pursch (non Desf.), циркумполярный аркто-альпийский.
8. *Artemisia arctica* Less., собственно восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
9. *Thalictrum alpinum* L., почти циркумполярный аркто-альпийский.
10. *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., сибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
11. *Stellaria ciliatosepala* Trautv., циркумполярный аркто-альпийский.
12. *Gentiana glauca* Pall., собственно восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
13. *Saxifraga nelsoniana* D. Don, сибирско-западноамериканский аркто-альпийский.
14. *Trisetum spicatum* (L.) Richt., циркумполярный аркто-альпийский.
15. *Valeriana capitata* Pall., евразиатско-западноамериканский аркто-альпийский.
16. *Poa paucispicula* Scribn. et Merr., восточносибирско-западноамериканский аркто-альпийский.

Анализ и сравнение этих списков показывает, что связь между экологическим и ареалогическим сходством видов очень незначительная. В одну эколого-ценотическую группу или комплекс могут входить виды с весьма разными ареалами, от узкоберингийских до циркумполярных. Однако среди равнинных видов процент циркумполярных и почти циркумполярных выше, чем среди горных. В порядке увеличения процента видов с широким географическим распространением в долготном направлении эколого-ценотические комплексы можно расположить в следующем порядке: Г $\rightarrow$ Т $\rightarrow$ Н $\rightarrow$ Р.

Интересно, что виды, не заходящие в Америку, имеются только в комплексах Г и Т. Это позволяет говорить о том, что равнинные простран-

ства осушенного шельфа в известной степени являлись барьером для распространения горных видов, равнинные же виды мигрировали более свободно (Юрцев, 1973).

В отношении широтного распространения видов наиболее однородными являются комплексы Н и Г, среднее положение занимает комплекс Т и наименее однороден комплекс Р. На наш взгляд, это связано с тем, что экологический режим в горных местообитаниях сильнее связан с общеклиматическим режимом района по сравнению с равнинными местообитаниями. Именно благодаря некоторой «независимости» от изменений общего климата в сообществах равнин совместно произрастают арктические, гипоарктические, гипоаркто-монтанные и аркто-альпийские виды. Растительный же покров горных местообитаний более чувствителен к общеклиматическим изменениям, и изменения растительности здесь происходят раньше, чем на равнинах.

Разделение видов на классы в зависимости от их общей встречаемости соответствует задачам флористических исследований, так как при неблагоприятных изменениях климата виды не меняют общего характера своей экологии, а снижают активность в смысле Б. А. Юрцева (1968); поэтому они не исчезают из флоры, а в незначительных количествах сохраняются в отдельных местообитаниях, иногда весьма различных. Таким образом, в первоначальных условиях относясь к одной экологической группе, в новых условиях эти виды не образуют сопряженных систем. Снижение активности видов в ландшафте часто приводит к спорадичности их распределения в пределах данного района. Однако спорадичность может быть вызвана и спорадичностью распределения отдельных эдафических факторов, с которыми связаны некоторые виды флоры. Так, спорадичными могут быть растения-кальцефиты в районе, где богатые кальцием субстраты встречаются спорадически. В районе Эргувеем к таким видам можно отнести *Potentilla biflora* Willd., *Artemisia globularia* Bess., *Kobresia simpliciuscula* (Wahl.) Maak. Спорадичность же таких видов, как *Festuca altaica* Trin., *Spiraea stevenii* Rydb., *Dodecatheon frigidum* Cham. et Schlecht., *Carex rupestris* Bell. ex All., *Sanguisorba officinalis* L. s. l., с какими-либо определенными факторами среды не связана и вызвана снижением активности этих некогда широко распространенных видов. Вопрос о причинах спорадичности распространения видов заслуживает самого пристального внимания флористов и геоботаников.

## ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1962—1971). 1—6. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Грейг-Смит П. 1967). Количественная экология растений. — Клюкин Н. К. (1960). Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. — Раменский Л. Г. (1925). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Вестн. опытн. дела. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Бот. ж., 16, 1. — Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярн. комисс., 8, ч. 1. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Cole L. (1949). The measurement of interspecific association. Ecology, 30.

Калининградский государственный университет.

(Получено 3 V 1973).

---



УДК 581.331.2.0001.2 : 674 031 : 634.948 (470.41)

К. В. Николаева-Прохорова
и В. Т. Шаландина

# ОПЫТ СОПОСТАВЛЕНИЯ СОСТАВА СОВРЕМЕННЫХ ХВОЙНЫХ И ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ТАТАРСКОЙ АССР С СУБФОССИЛЬНЫМИ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫМИ СПЕКТРАМИ

K. V. NIKOLAYEVA-PROKHOROVA AND V. T. SHALANDINA. COMPARISON OF CONTEMPORARY COMPOSITION OF CONIFEROUS AND BROADLEAFED FORESTS IN THE TATAR A. S. S. R. WITH SUBFOSSIL SPORE-POLLEN SPECTRA

В статье проведено сопоставление состава современной растительности (хвойные и широколиственные леса) с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами в лесной зоне и лесостепной подзоне Татарской АССР. Исследования позволили выявить характерные особенности спорово-пыльцевых спектров хвойного и широколиственного лесов. В результате проведенного количественного сопоставления для основных лесообразующих пород и кустарников получены поправочные коэффициенты и коэффициенты корреляции, которые рекомендуется учитывать при реконструкции растительности голоцена Татарской АССР по данным спорово-пыльцевого анализа.

Одним из условий правильной интерпретации ископаемых спорово-пыльцевых спектров (голоценовых в особенности) является установление связи между составом современной растительности и продуцируемыми ею спорово-пыльцевыми спектрами.

Сравнивая состав спорово-пыльцевых спектров поверхностных проб почвы с составом окружающей растительности, можно получить «критерий достоверности» данных спорово-пыльцевого анализа и выяснить пределы точности при реконструкции растительного покрова (Заклинская, 1951).

В настоящее время в отечественной и зарубежной литературе имеется много работ по интерпретации спорово-пыльцевых спектров. Эти исследования затрагивают 3 основных вопроса. В ряде работ установлены субфоссильные спорово-пыльцевые спектры на основе изучения проб почвы из отложений различных зон и осадков разного генезиса (В. Гричук, 1941, 1950; Куприянова, 1951; Васьковский, 1957; М. Гричук, 1959; Филин, 1960; Попова, 1961; Пермяков, 1964, 1966, и др.). Имеются также работы, в которых сопоставлен состав современной растительности с ее спорово-пыльцевыми спектрами (Degerbol a. Iversen, 1945; Заклинская, 1946, 1951; Davis, 1963; Прохорова, 1965; Кабайлене, 1970, и др.). Наконец, ряд работ посвящен изучению пыльцевой продуктивности и закономерностей рассеивания пыльцы и спор (Hesmer, 1933; Pohl, 1937; Aario, 1940; Erdtman, 1943; Dyakowska, 1947; Федорова, 1950, 1952, 1953, 1959; Мальгина, 1950, 1952, 1959; Заклинская, 1950; Тихомиров, 1950; Куприянова, 1951, и др.).

В итоге проведенных исследований установлено, что спорово-пыльцевые спектры отражают не только зональные и провинциальные различия растительности (Васьковский, 1957), но и характер растительных группировок ранга группы ассоциаций (Пермяков, 1964). Состав растительности какой-либо области правильно отражается в осредненном спорово-пыльцевом спектре аллювиальных отложений, который определяется на основе анализа аллювиальных и озерно-аллювиальных отложений последних лет (М. Гричук, 1959; Филин, 1960). Количественное сопоставление состава современной растительности со спектрами субфоссильных проб дало возможность получить в ряде случаев поправочные коэффициенты, позволяющие перейти от процентного содержания компонентов спорово-пыльцевого спектра к процентному содержанию соответствующих растений в растительном покрове (Заклинская, 1946, 1951). Применение корреляционного анализа позволило установить степень соответствия между участием ряда древесных пород в фитоценозе и содержанием их пыльцы в субфоссильных спектрах (Прохорова, 1965).

Проводимое нами палинологическое изучение торфяников Татарии с целью восстановления растительности голоцена поставило перед нами задачу — дать правильную интерпретацию результатов спорово-пыльцевого анализа. С этой целью в разных районах Татарии мы изучали растительность принятым в геоботанике методом заложения и описания пробных площадей. На площади в 1000 м² производился подсчет деревьев и кустарников и описывался травяной покров с одновременным взятием средних проб почвы с глубины 1 см для спорово-пыльцевого анализа.

Пробные площади закладывались по возможности вблизи мест отбора образцов торфа, в редких случаях в других местах, но в том же геоботаническом районе ТАССР (Марков, 1948). 6 пробных площадей были заложены в лесной зоне; исследованные здесь фитоценозы входят в группу формаций хвойных лесов. 7 пробных площадей заложены в лесостепной подзоне в группе формаций широколиственных лесов.

Результаты сопоставления растительности на пробных площадях с данными спорово-пыльцевого анализа поверхностных проб почвы сведены в табл. 1. Сопоставление проведено отдельно для группы формаций хвойных и широколиственных лесов. Сравниваемые компоненты растительности и спорово-пыльцевых спектров разбиты на 3 группы: 1) древесные и кустарниковые породы, 2) травянистые растения, 3) мхи. При сопоставлении использованы следующие показатели: среднее количество растений на пробных площадях, среднее содержание пыльцы и спор в пробах почвы, встречаемость растений на пробных площадях, встречаемость пыльцы и спор в поверхностных пробах. Все эти показатели оказалось возможным применить только для группы древесных и кустарниковых пород. Подсчет травянистых растений и мхов не производился; поэтому их обилие оценивалось глазомерно: единично, мало, много, преобладает.

Не приводя видовых названий, мы даем списки травянистых растений по семействам. Сопоставление проводилось по качественному и отчасти количественному совпадению данных по семействам.

Результаты исследований позволили определить поправочные коэффициенты и коэффициенты корреляции для важнейших древесных пород и кустарников.

Соотношение пыльцы группы деревьев и кустарников в целом (общий состав ее), а также пыльцы группы травянистых растений и спор папоротников, плаунов и хвощей более или менее близкое в осредненных спектрах хвойного и широколиственного леса. Содержание спор мхов значительно выше в спектрах хвойного леса (табл. 1).

В хвойных лесах Татарии преобладающей породой является сосна *Pinus sylvestris*. Среднее количество ее на пробных площадях 53.3%, а ее пыльцы в спектрах 59.3%. В спектрах поверхностных проб почвы трех пробных площадей содержание пыльцы сосны превышает ее содержание в составе древостоя, но это превышение незначительное по сравнению с ожидаемым, учитывая высокую пыльцевую продуктивность сосны. Мы объясняем это так. В двух случаях сопоставление растительности на пробных площадях проведено со спорово-пыльцевыми спектрами верхового и низинного торфяников, расположенных в непосредственной близости от пробных площадей. Вследствие очень благоприятных условий захоронения пыльцы в них хорошо отображен состав продуцировавшей их растительности. Значительный процент участия других пород в спектрах снизил роль пыльцы сосны. Значение имеет и большая сомкнутость крон деревьев на пробных площадях, вследствие чего пыльца задерживается кронами.

Ель, представленная видами *Picea excelsa*, *P. obovata* и гибридной формой *P. ruthenica* (Бобров, 1944), по степени участия в составе хвойных лесов стоит на втором месте (ее среднее участие в древостое на пробных площадях 24.8%, среднее содержание пыльцы 10.6%). Считается, что ель как анемофильная порода производит большое количество пыльцы. Но это не всегда так. Ель в Татарии находится на южной границе ареала,



ТАБЛИЦА 1

Сопоставление состава современной растительности на пробных площадях (в %) с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами

| Вид, род, семейство, порядок | Хвойные леса | | | | Широколиственные леса | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | среднее количество растений на пробной площади | среднее содержание пыльцы и спор в субфоссильных спектрах | встречаемость растений на пробной площади | встречаемость пыльцы и спор в субфоссильных спектрах | среднее количество растений на пробной площади | среднее содержание пыльцы и спор в субфоссильных спектрах | встречаемость растений на пробной площади | встречаемость пыльцы и спор в субфоссильных спектрах |
| **Общий состав пыльцы и спор** | | | | | | | | |
| Пыльца деревьев и кустарников | — | 68.3 | — | — | — | 73.7 | — | — |
| Пыльца травянистых растений | — | 15.7 | — | — | — | 25.0 | — | — |
| Споры мхов | — | 16.0 | — | — | — | 1.3 | — | — |
| **Древесные и кустарниковые породы** | | | | | | | | |
| *Abies sibirica* Ledeb. | — | 0.1 | — | 25 | — | 0.2 | — | 43 |
| *Picea excelsa* Link, *P. obovata* Ledeb. | 24.8 | 10.6 | 75 | 100 | — | 3.1 | — | 100 |
| *Pinus sylvestris* L. | 53.3 | 59.3 | 100 | 100 | — | 48.0 | — | 100 |
| *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh. | 3.2 | 15.7 | 50 | 100 | 5.2 | 14.3 | 43 | 100 |
| *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench | — | 2.7 | — | 100 | — | 1.0 | — | 100 |
| *Corylus avellana* L. | 0.9 | 3.3 | 25 | 100 | 43.9 | 10.5 | 100 | 86 |
| *Quercus robur* L. | 0.9 | 2.6 | 25 | 100 | 21.5 | 7.1 | 86 | 100 |
| *Ulmus laevis* Pall., *U. scabra* Mill. | — | 2.1 | — | 75 | 3.1 | 0.9 | 71 | 57 |
| *Acer platanoides* L. | — | — | — | — | 11.6 | — | 100 | — |
| *Tilia cordata* Mill. | 2.2 | 2.4 | 50 | 75 | 7.7 | 14.7 | 57 | 100 |
| *Populus tremula* L. | 13.5 | — | 100 | — | 7.0 | — | 29 | — |
| *Salix* | 1.2 | 1.2 | 25 | 100 | — | 0.2 | — | 14 |
| **Травянистые растения** | | | | | | | | |
| *Alismataceae* | — | 0.7 | — | 50 | — | 0.2 | — | 14 |
| *Apiaceae* | — | 7.3 | — | 75 | Мало | 1.2 | 100 | 57 |
| *Artemisia* | Единично | 19.8 | 25 | 100 | Единично | 12.8 | 28 | 100 |

| Вид, род, семейство, порядок | Хвойные леса | | | | Широколиственные леса | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | среднее количество растений на пробной площади | среднее содержание пыльцы и спор в субфоссильных спектрах | встречаемость растений на пробной площади | встречаемость пыльцы и спор в субфоссильных спектрах | среднее количество растений на пробной площади | среднее содержание пыльцы и спор в субфоссильных спектрах | встречаемость растений на пробной площади | встречаемость пыльцы и спор в субфоссильных спектрах |
| Прочие *Asteraceae* | Много | 10.0 | 100 | 100 | » | 5.1 | 57 | 100 |
| *Brassicaceae* | Единично | 0.8 | 25 | 50 | » | 0.5 | 14 | 28 |
| *Caryophyllaceae* | » | 3.0 | 25 | 75 | Мало | 1.3 | 100 | 57 |
| *Chenopodiaceae* | — | 12.4 | — | 100 | — | 15.8 | — | 100 |
| *Cyperaceae* | Много | 9.5 | 75 | 50 | Мало | 2.1 | 100 | 14 |
| *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott | Единично | 6.5 | 25 | 100 | » | 43.0 | 43 | 100 |
| *Equisetaceae* | — | 1.4 | 25 | 50 | — | — | — | — |
| *Ericales* (кроме *Pyrolaceae*) | Мало | 3.0 | 50 | 50 | — | — | — | — |
| *Fabaceae* | » | 2.0 | 100 | 50 | Мало | 0.2 | 71 | 14 |
| *Hydrocharitaceae* | — | 0.25 | — | 25 | — | — | — | — |
| *Juncaceae* | Единично | 1.2 | 25 | 25 | — | — | — | — |
| *Lamiaceae* | » | 2.8 | 25 | 25 | Мало | — | 71 | — |
| *Liliaceae* | Мало | 0.25 | 75 | 25 | » | 0.2 | 86 | 41 |
| *Lycopodium annotinum* L. | Единично | — | 25 | — | — | 1.3 | — | 71 |
| *L. clavatum* L. | » | 0.7 | 25 | 75 | — | 3.6 | — | 71 |
| *Ophioglossaceae* | — | — | — | — | — | 0.3 | — | 28 |
| *Poaceae* | Мало | 10.3 | 75 | 100 | Единично | 5.8 | 86 | 71 |
| *Polygonaceae* | » | 0.4 | 25 | 25 | — | 2.4 | — | 57 |
| *Potamogetonaceae* | — | 0.5 | — | 50 | — | — | — | — |
| *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn | Единично | 0.7 | 25 | 50 | Мало | 2.7 | 43 | 57 |
| *Pyrolaceae* | Мало | 3.4 | 50 | 25 | — | — | — | — |
| *Ranunculaceae* | » | 0.5 | 25 | 25 | Мало | 0.8 | 71 | 43 |
| *Rosaceae* | Много | 1.5 | 100 | 50 | » | 0.5 | 100 | 28 |
| *Rubiaceae* | Мало | 1.1 | 100 | 50 | Много | 0.2 | 43 | 14 |
| Мхи | | | | | | | | |
| *Bryales* | » | 33.0 | 50 | 75 | — | 25.0 | — | 28 |
| *Sphagnales* | — | 67.0 | — | 100 | — | 75.0 | — | 100 |

имеет пониженную жизненность, что, вероятно, сказывается и на ее пыльцевой продуктивности.

Осина *Populus tremula*, являющаяся временной породой, составляет значительную долю в древостое пробных площадей (13.5%). При 100% встречаемости осины в составе хвойных лесов пыльца ее в спектрах отсутствует, так как очень нежные пыльцевые зерна легко разрушаются и не сохраняются даже в торфяных и озерных отложениях.

Береза, представленная видами *Betula pendula* и *B. pubescens*, образует так же, как и осина, временные насаждения в местах вырубок и пожарищ. При среднем участии в древостое (3.2%) береза имеет высокий процент пыльцы в спектре (15.7%). Эти данные, а также превышение встречаемости пыльцы (100%) над встречаемостью деревьев (50%) подтверждают сведения о большой пыльцевой продуктивности и хорошей летучести пыльцы березы.

Липа *Tilia cordata* составляет небольшую примесь в хвойных лесах (2.2%), а среднее содержание пыльцы почти равно ее участию в составе древостоя. Но встречаемость деревьев на пробных площадях (50%) меньше встречаемости пыльцы (75%), что дает основание говорить о значительной пыльцевой продуктивности липы и летучести ее пыльцы.

Дуб *Quercus robur* в хвойных лесах составляет небольшую примесь (0.9%), но содержание его пыльцы в пробах значительно превышает долю его участия в составе леса. То же следует сказать о соотношении встречаемости дуба на пробных площадях и его пыльцы в спектрах (25 и 100%). Эти факты, как будто, противоречат существующему мнению о небольшой пыльцевой продуктивности дуба. Однако полученные данные о большой пыльцевой продуктивности дуба в хвойных лесах Татарии объясняются, по-видимому, тем, что в двух случаях растительность на пробных площадях сопоставлялась со спектрами верхних слоев торфа верхового и низинного болот. Вследствие хороших условий для сохранения содержание пыльцы дуба в их спектрах завышено.

Орешник *Corylus avellana* составляет 0.9% в хвойных лесах, содержание же его пыльцы в спектрах поверхностных проб 3.3%. Встречаемость пыльцы орешника в спектрах (100%) превышает его встречаемость на пробных площадях (25%). Это свидетельствует о большой пыльцевой продуктивности орешника в хвойных лесах Татарской АССР.

Пихта сибирская *Abies sibirica*, так же как и ель, находится в Татарии на южной границе своего распространения. На пробных площадях она не встречена, но пыльца пихты обнаружена в спектрах, хотя и в малом количестве. Мы полагаем, что она занесена из близлежащих мест произрастания. А. И. Пермяков (1966) считает, что содержание пыльцы пихты в спорово-пыльцевых спектрах занижено. Это следует учитывать при интепретации результатов спорово-пыльцевого анализа.

Ольха (*Alnus glutinosa* и *A. incana*) относится к древесным породам, дающим небольшое количество пыльцы, которая отличается большой летучестью. Это подтверждается данными по содержанию и встречаемости пыльцы в хвойных и широколиственных лесах. Содержание ее составляет соответственно 2.7 и 1.0%, а встречаемость в обоих случаях 100% при отсутствии ольхи на пробных площадях.

В группе травянистых растений нельзя назвать такие семейства, которые абсолютно преобладают на всех пробных площадях. Наибольшая встречаемость свойственна растениям сем. *Rosaceae*, *Rubiaceae* и *Fabaceae*. В то же время встречаемость их пыльцы в спектрах меньшая (50%). Такое соотношение говорит об относительно небольшой пыльцевой продуктивности растений этих семейств. Подобные соотношения наблюдаются также у *Cyperaceae* и *Liliaceae*. Большой пыльцевой продуктивностью и летучестью пыльцы, как показывают результаты сопоставления, отличаются представители семейств *Caryophyllaceae* и *Apiaceae*. Наибольшей пыльцевой продуктивностью обладают *Artemisia* и *Chenopodiaceae* (табл. 1).

Имеется ряд семейств (*Caprifoliaceae*, *Geraniaceae*, *Hypericaceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Violaceae*), виды которых встречены на пробных площадях, пыльца же их отсутствует в спектрах.

Характерной особенностью группы травянистых растений хвойных лесов является наличие представителей *Ericaceae* и *Pyrolaceae* и их пыльцы в спектрах. Роль споровых растений — кочедыжниковых папоротников и плаунов невелика (встречаемость 25%), встречаемость их спор выше (50 и 100%), что обусловлено большой продуктивностью и летучестью спор (в особенности это касается папоротников).

В группе мхов наибольшим количеством спор в спектрах характеризуются сфагны (встречаемость 100%). На пробных площадях сфагновые мхи не обнаружены. Это говорит о большой продукции спор у этих растений. Зеленые мхи характеризуются большой встречаемостью на пробных площадях (50%); содержание их спор также значительно — 33% при встречаемости 75%.

Сопоставления состава растительности с продуцируемыми ею спорово-пыльцевыми спектрами проведены нами и для широколиственных лесов.

Дуб *Quercus robur*, составляющий в древостое на пробных площадях 21.5%, стоит на первом месте по степени участия в древостое, тогда как среднее содержание его пыльцы намного меньше (7.1%); в то же время встречаемость растений меньше, чем пыльцы (86 и 100%).

Большинство пробных площадей расположено в Закамье, в восточных районах республики, где распространение дуба ограничено возрастающей континентальностью климата, что, вероятно, сказывается и на его пыльцевой продуктивности. Некоторое искажение среднего содержания пыльцы дуба и других пород в спектрах обусловлено заносной пыльцой сосны.

Клен *Acer platanoides* по степени участия в составе древостоя стоит на втором месте (11.6% при встречаемости 100%). Пыльца клена не отмечена в спектрах поверхностных проб почвы. Пыльцевая продуктивность клена большая, но пыльца его не стойка к агентам разрушения (Pohl, 1937).

Среднее участие липы *Tilia cordata* на пробных площадях 7.7%, а ее пыльцы почти вдвое больше — 14.7%. Во всех спектрах поверхностных проб, взятых в широколиственных лесах, процент пыльцы липы превышает ее участие в древостое. Эти данные, а также превышение встречаемости пыльцы (100%) над встречаемостью деревьев (57%) свидетельствуют о большой пыльцевой продуктивности липы.

Осина *Populus tremula* составляет небольшую долю (7%) на пробных площадях, а пыльца ее не отмечена в спектрах поверхностных проб.

Береза (*Betula pendula* и *B. pubescens*) в составе широколиственных лесов принимает несколько большее участие, чем в хвойных. В древостое на пробных площадях она составляет 5.2%, а содержание ее пыльцы (14.3%) значительно выше. Встречаемость пыльцы (100%) также выше, чем у деревьев (43%). Таким образом, сведения об обильной пыльцевой продуктивности березы и летучести ее пыльцы подтверждаются данными по широколиственным лесам Татарии.

Орешник *Corylus avellana* принимает большое участие в широколиственных лесах как подлесок (43.9%), но пыльцы его в поверхностных пробах гораздо меньше (10.5%). Здесь сказываются условия произрастания орешника. Пыльцевая продуктивность его под пологом широколиственных пород значительно ниже, чем под пологом светолюбивых пород, например сосны.

Во всех спорово-пыльцевых спектрах присутствует пыльца *Picea excelsa* и *P. obovata* в количестве 3.1%. По-видимому, она является заносной. Источником ее может быть Кзыл-Тауcский таежный участок с елью и пихтой, расположенный на правом берегу Камы недалеко от пробных площадей. Сказанное может быть отнесено и к пихте *Abies sibirica*.

Сопоставление травянистой растительности с составом пыльцы и спор сложнее. Под густым пологом широколиственного леса травяной ярус либо слабо выражен, либо травянистые растения, размножаясь в основном вегетативно, во многих случаях дают мало цветущих экземпляров. Поэтому пыльца ряда растений, хорошо представленных в травяном покрове, встречается в виде единичных зерен или отсутствует. Состав травяного яруса в спорово-пыльцевых спектрах отражается слабо. Растения сем. *Apiaceae*, *Caryophyllaceae* и *Cyperaceae* встречены на всех пробных площадях, а их пыльца обнаружена в спектрах проб не всех площадей. Пыльца *Lamiaceae*, которую Е. Д. Заклинская (1951) относит к числу преобладающих для спектров широколиственного леса, не отмечена совсем, в то время как представители этого семейства присутствуют на большинстве пробных площадей (встречаемость 71%).

Малая встречаемость пыльцы *Cyperaceae*, *Fabaceae*, *Liliaceae* и *Rosaceae* объясняется небольшой пыльцевой продуктивностью растений этих семейств, которая под пологом широколиственного леса может быть еще меньше. Некоторые семейства (*Aristolochiaceae*, *Boraginacaee* и др.), отдельные виды которых входят в состав фитоценозов пробных площадей, не отражены в спорово-пыльцевых спектрах.

Представители сем. *Apiaceae* и *Poaceae* имеют большую пыльцевую продуктивность, но в широколиственных лесах пыльцы у них меньше, чем растений на пробных площадях.

Обратные соотношения наблюдаются у *Artemisia* (встречаемость ее 28%, а пыльцы 100%) и *Asteraceae* в целом. Это еще раз подтверждает их высокую пыльцевую продуктивность. Заносной является пыльца *Chenopodiaceae*.

Из споровых растений на пробных площадях встречены только папоротники — *Dryopteris filix-mas* и *Pteridium aquilinum*. Они имеют широкое распространение в широколиственном лесу и обильно спороносят. Встречаемость их спор превышает таковую у растений.

Результаты сделанных сопоставлений позволили установить поправочные коэффициенты для основных древесных пород и кустарников, с помощью которых можно на основе процентного содержания их пыльцы в спектре определить их процентное участие в фитоценозе (Заклинская, 1951; Davis, 1963).

На основе отдельных коэффициентов для различных пробных площадей определены средние поправочные коэффициенты для основных лесообразующих пород и кустарников в хвойном и широколиственном лесах. В табл. 2 полученные коэффициенты сопоставлены с данными Заклинской (1951).

ТАБЛИЦА 2

Поправочные коэффициенты для определения процента участия основных древесных пород и кустарников хвойных и широколиственных лесов Татарии по спорово-пыльцевым спектрам

| Деревья и кустарники | Хвойные леса (данные авторов) | Широколиственные леса (данные авторов) | Широколиственные и смешанные леса (Заклинская, 1951) |
|---|---|---|---|
| *Pinus* | 0.9 | — | 0.5 |
| *Picea* | 2.3 | — | 2.5 |
| *Tilia* | 0.9 | 0.5 | 1.0 |
| *Quercus* | 0.4 | 3.0 | 0.8 |
| *Ulmus* | — | 3.1 | 3.0 |
| *Betula* | 0.2 | 0.4 | — |
| *Corylus* | 0.3 | 4.3 | — |

Из приведенных данных видно, что пыльцевая продуктивность ряда древесных и кустарниковых пород (березы и особенно дуба и орешника) в хвойном лесу выше, чем в широколиственном. Иное соотношение наблюдается у липы, пыльцевая продуктивность которой выше под пологом широколиственного леса. Это объясняется светолюбивостью дуба и березы и теневыносливостью липы.

Что касается сопоставления поправочных коэффициентов с данными Заклинской (1951), то наиболее близки они у ели, вяза и липы; значительные отличия наблюдаются у дуба, сосны и орешника.

Корреляционный анализ (Ятайкин, 1964; Прохорова, 1965) помог установить степень соответствия между участием пород в фитоценозе и содержанием их пыльцы в субфоссильных спектрах. Приведенные в табл. 3 коэффициенты корреляции ($r$) сопоставлены с данными для северной тайги (Прохорова, 1965). Наибольшее соответствие наблюдается у липы, ели и березы, наименьшее — у орешника и у вяза. Близкие коэффициенты корреляции имеют соответствующие породы из северной тайги (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты корреляции между количеством деревьев и кустарников и количеством пыльцы в субфоссильных спектрах

| Деревья и кустарники | Хвойные и широколиственные леса Татарии (данные авторов) | Северная тайга (Прохорова, 1965) |
|---|---|---|
| *Tilia* | +0.9 | — |
| *Picea* | +0.8 | +0.6 |
| *Betula* | +0.7 | +0.9 |
| *Pinus* | +0.5 | +0.5 |
| *Quercus* | +0.45 | — |
| *Corylus* | +0.3 | — |
| *Ulmus* | +0.2 | — |

Результаты наших исследований позволяют сделать выводы, которые необходимо принимать во внимание при интерпретации голоценовых спорово-пыльцевых спектров Татарской АССР и восстановлении растительности голоцена.

1. Состав хвойных и широколиственных лесов ТАССР в основных чертах отражен в спектрах поверхностных слоев почвы и верхних слоев торфа; поэтому на основании спорово-пыльцевых спектров можно с достаточной степенью достоверности судить о составе лесов Татарии в голоцене.

2. Для спорово-пыльцевых спектров хвойного леса характерно преобладание пыльцы сосны; пыльца ели составляет не менее 10%, а содержание пыльцы широколиственных пород невелико (меньше 10%). В группе пыльцы травянистых растений характерно присутствие пыльцы *Ericaceae*, *Pyrolaceae*, много спор сфагновых и зеленых мхов, меньше спор папоротников, постоянно присутствуют споры плаунов.

Спектры подобного состава из отложений голоцена Татарии характеризуют хвойные леса. При интерпретации таких спектров следует использовать следующие поправочные коэффициенты: сосна — 0.9, ель — 2.3, липа — 0.9.

3. Для осредненного спорово-пыльцевого спектра поверхностных проб почвы широколиственного леса характерны следующие особенности: сумма пыльцы широколиственных пород не ниже 20%; даже небольшой процент пыльцы орешника свидетельствует о заметном участии его в подлеске. Заносная пыльца сосны может присутствовать в большом количестве (до 50%), пыльцы ели меньше 10%. Для группы травянистых растений характерно отсутствие пыльцы *Ericaceae* и *Pyrolaceae*, наличие пыльцы *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, большое количество спор папоротников.

Ископаемые спорово-пыльцевые спектры примерно такого состава характеризуют широколиственные леса. При восстановлении растительности следует использовать следующие поправочные коэффициенты: липа — 0.5; вяз — 3.1. Остальные поправочные коэффициенты требуют уточнения. Ввиду сильного расхождения данных для отдельных пробных площадей их следует учитывать в первом приближении.



ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1944). Об особенностях флоры эрратической области. Сов. бот., 3. — Васьковский А. П. (1957). Спорово-пыльцевые спектры современных растительных сообществ Крайнего Северо-Востока СССР и их значение для восстановления четвертичной растительности. Матер. по геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР, 11. — Гричук В. П. (1941). Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных растительных зон европейской части СССР. Пробл. физич. географ., II. — Гричук В. П. (1950). Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, 3. Тр. Инст. географ. АН СССР, 46. — Гричук М. П. (1959). К применению метода спорово-пыльцевого анализа в Сибири. Научн. докл. высш. школы. Геол.-геогр. науки, 1. — Заклинская Е. Д. (1946). Сопоставление состава растительности с продуцируемой ею пыльцой в районе ст. Ак-Куль Акмолинской области. Бюлл. МОИП, отд. геол., 21, 5. — Заклинская Е. Д. (1950). Опыт определения дальности воздушной транспортировки спор папоротника *Dryopteris filix-mas*. Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу 1948 г. — Заклинская Е. Д. (1951). Материалы по изучению состава современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биостратиграфии четвертичных отложений. Тр. Инст. геол. наук АН СССР, 127, сер. геол. — Кабайлене М. В. (1970). Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления палеорастительности. — Куприянова Л. А. (1951). Исследование пыльцы и спор с поверхности почвы из высокоширотных районов Арктики. Бот. ж., 36, 3. — Мальгина Е. А. (1950). Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых видов древесных пород с их ареалами в пределах европейской части СССР. Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, 3. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 46. — Мальгина Е. А. (1952). Спорово-пыльцевые спектры поверхностных проб из различных географических зон Поволжья. Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, 7. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 52. — Мальгина Е. А. (1959). К вопросу о формировании спорово-пыльцевых спектров в условиях пустынь Средней Азии. Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, 21. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 77. — Марков М. В. (1948). Растительность Татарии. — Пермяков А. И. (1964). Особенности формирования спорово-пыльцевых спектров современных континентальных осадочных отложений на примере бассейна р. Енисей. Тр. Инст. геол. и геофиз. СО АН СССР, 25. — Пермяков А. И. (1966). Спорово-пыльцевые спектры поверхностных проб и состав растительного покрова в районе Нижней Тунгуски. Вестн. Моск. унив., сер. биол. и почвовед., 6. — Попова А. Н. (1961). О спорово-пыльцевых спектрах современных растительных сообществ Центральной Якутии. В кн.: Материалы по растительности Якутии. — Прохорова К. В. (1965). Сравнение состава современной растительности с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами в условиях северной тайги. Бот. ж., 50, 5. — Тихомиров Б. А. (1950). Данные о заносе пыльцы древесных пород к северу от лесной границы. ДАН СССР, 71, 4. — Федорова Р. В. (1950). Количественные закономерности в распространении ветром пыльцы дуба. Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, 3. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 46. — Федорова Р. В. (1952). Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем. Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, 7. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 52. — Федорова Р. В. (1953). Лесные фазы в растительном покрове Ергеней и Ставрополья в позднем голоцене (по данным спорово-пыльцевого анализа). Автореф. дисс. — Федорова Р. В. (1959). Распространение пыльцы березы воздушным путем. Матер. по геоморфол. и палеогеогр. СССР, 21. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 77. — Филин В. Р. (1960). Средний спорово-пыльцевой спектр подзоны арктических тундр района Чаунской губы. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 2. — Ятайкин Л. М. (1964). Переотложенная пыльца и применение корреляционного анализа в целях ее распознавания. В сб.: Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. — Aario L. (1940). Waldgrenzen und subrezenten Pollenspektren in Petsamo Lappland. Ann. Acad. Sci. Fenn., ser. A, 54, 8. — Davis M. (1963). On the theory of pollen analysis. Amer. J. Sci., 261, 10. — Degerbol M. a. J. Iversen. (1945). The bison in Denmark. A zoological and geological investigation of the finds in Danish pleistocene deposits. Denmarks geol. undersögelse, II Raekke, 73. — Dyakowska J. (1947). The pollen grain on the sea and on the coasts of Greenland. Bull. J. Acad. Polon. Sci. et lettr. Cl. des sci. math. et nat., ser. B. — Erdtman G. (1943). An introduction to pollen analysis. A new ser. Plant. sci. books, XII. — Hesmer H. (1933). Die natürliche Besteckung und die Waldentwicklung auf verschiedenstigen märkischen Standorten. Zeitschr. Forst.-u. Jagdwesen. — Pohl F. (1937). Die Pollenerzeugung der Windblütiger. Eine vergleichende Untersuchung mit Ausblicken auf den Bestäubungshaushalt tierblütiger Gewachse und die pollenanalytische Waldgeschichtsforschung. Beihefte Bot. Centralbl., Abt. A, 56.

Казанский государственный университет.

(Получено 26 III 1971).

УДК 581.8 : 581.824.1 : 674.031.876.2

И. А. Шилкина

# К АНАТОМИИ ДРЕВЕСИНЫ РОДА *PUNICA* L.

I. A. SHILKINA. ON THE XYLEM ANATOMY OF THE GENUS *PUNICA*

В статье впервые дается подробное описание строения зрелой древесины *Punica protopunica* Balf. f. и проводится сравнение со строением древесины *P. granatum* L. Это исследование позволяет внести уточнения и дополнения к существующим описаниям древесины сем. *Punicaceae*.

Род *Punica* является единственным родом сем. *Punicaceae*. Он представлен двумя видами — *P. granatum* L. и *P. protopunica* Balf. f. Первый из них в диком состоянии распространен от Балканского полуострова до Северо-Западной Индии, а второй — *P. protopunica* — является эндемом о. Сокотра в Индийском океане.

*P. granatum* изучен довольно хорошо в отношении как морфологии, так и анатомии, в том числе древесины. Строение же древесины *P. protopunica* не исследовалось ранее; поэтому характеристику рода *Punica* и сем. *Punicaceae* Меткаф и Чок (Metcalf a. Chalk, 1950), а также другие авторы дали на основании изучения *P. granatum*.

Исследование древесины *P. protopunica* позволило нам выявить не только большое сходство ее с древесиной *P. granatum*, но и установить некоторые существенные различия, имеющие значение как для характеристики древесины сем. *Punicaceae*, так и для порядка *Myrtales* в целом.

Так, они характеризуются различным распределением просветов сосудов в годичном слое — у *P. protopunica* сосуды большей частью собраны в группы и цепочки, тогда как у *P. granatum* преобладают одиночные (табл. I, *1*, табл. II, *1* см. вклейку). Кроме того, в древесине *P. protopunica* имеются сосудистые трахеиды и наряду с волокнами либриформа волокнистые трахеиды с окаймленными порами. Ни один из этих признаков для древесины сем. *Punicaceae* до сих пор не был отмечен, а это особенно важно, так как сосудистые трахеиды в пор. *Myrtales* до настоящего времени были обнаружены только в древесине сем. *Myrtaceae*, а волокнистые трахеиды не отмечены ни у одного из семейств этого порядка.

Принимая во внимание вышесказанное, считаем необходимым привести здесь характеристику древесины сем. *Punicaceae*.

Годичные слои выражены неотчетливо, древесина рассеянно-сосудистая; просветы главным образом одиночные (*P. granatum*) или расположены группами и цепочками (*P. protopunica*). Сосуды мелкие, до 50 мкм в диаметре; перфорация только простая; межсосудистая поровость очередная. Древесинная паренхима всегда отсутствует. Волокнистые элементы у обоих видов представлены волокнами либриформа с мелкими простыми порами, а у *P. protopunica* также волокнистыми трахеидами с окаймленными порами. Лучи однорядные гомогенные и двурядные гетерогенные, высотой до 10—12 слоев. Характерный признак древесины сем. *Punicaceae* — многочисленные кристаллы, располагающиеся в волокнах, разделенных септами на камеры. У *P. protopunica* имеются сосудистые трахеиды.

Материалом для исследования послужили образцы зрелой древесины *P. granatum* L. из коллекции музея Ботанического института АН СССР и *P. protopunica* Balf. f. — из коллекции Кью в Англии.

Для анатомического исследования были сделаны тонкие срезы в поперечном, радиальном и тангентальном направлениях.

Ввиду того что древесина обоих видов оказалась очень твердой и с трудом поддавалась резке бритвой даже при длительном кипячении в воде и последующем размачивании в спирте с глицерином, для получения больших по площади срезов были изготовлены тонкие шлифы. Детали строения элементов древесины изучались на небольших срезах, сделанных бритвой от руки и на мацерированном материале.



## *Punica granatum* L.

Табл. I, 1—6 (см. вклейку)

Исследованный материал: *Punica granatum* L., Кавказ, обр. № 6340. Музей БИН АН СССР.

Анатомическое строение, установленное нами на основании исследования *P. granatum*, полностью совпало с описанием строения *P. granatum* в работах Меткафа, Чока и Грегуша (Metcalf a. Chalk, 1950; Greguss, 1959), основанного на изучении материала, собранного в различных географических пунктах, но не на Кавказе. Такое совпадение во всех деталях подтверждает стабильность строения древесины *P. granatum* в разных частях его ареала.

Учитывая полное совпадение полученных результатов, нет надобности приводить здесь для *P. granatum* детальное описание древесины.

## *Punica protopunica* Balf. f.

Табл. II, 1—6

Исследованный материал: *Punica protopunica* Balf. f., о. Сокотра, обр. № 287, коллекция Кью, Англия.

Древесина ядровая. Ядро черного цвета, заболонь — светло-желтого; древесина плотная, твердая. В ядровой части полости всех клеток заполнены темно-коричневым содержимым.

Слои прироста выражены нечетко, граница слоев представлена 1—2 слоями немного сплюснутых в радиальном направлении волокон. Основную массу древесины составляют волокна либриформа. Древесина рассеянно-сосудистая, сосуды мелкие, до 50 мкм в диаметре; просветы сосудов главным образом в цепочках до 7 и группами по 3—4 просвета, реже — одиночные; очертания просветов округлые или слегка многоугольные. Перфорация только простая, округлой или овальной формы, расположена на боковой стенке. Членики сосудов средней длины с клювиками. Межсосудистая поровость очередная; поры многоугольные, сравнительно крупные, расположены тесно; отверстия пор поставлены косо. Поры между стенками сосудов и волокон либриформа подобны межсосудистой поровости; такие же поры между стенками клеток лучей и стенками сосудов. Сосудистые трахеиды отмечены только у этого вида. Они немногочисленные и примыкают к сосудам. Стенки сосудистых трахеид покрыты порами, подобными порам на стенках сосудов, но значительно мельче их.

Древесинная паренхима всегда отсутствует. Зато многочисленные волокна либриформа, которые выполняют и механическую и запасающую функции. Волокна толстостенные (но при этом полость их достаточно крупная), короткие, с заостренными концами, септированные. Следует заметить, что у этого вида септированные волокна, заполненные кристаллами, более многочисленны, чем у *P. granatum*, причем септы проходят не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлениях, и делят волокна на камеры. В каждой камере помещается один кристалл. Стенки волокон либриформа покрыты очень мелкими простыми порами, расположенными обычно в один ряд и иногда в два ряда. Поры различимы только на мацерированном материале. Наряду с волокнами либриформа обнаружены, но в очень малом количестве, и волокнистые трахеиды, для которых характерны окаймленные поры. Грегуш (1959) указывает, что у *P. granatum* спорадически встречаются волокнистые трахеиды; наши исследования этого не подтвердили, но у *P. protopunica* они установлены несомненно.

Лучи однорядные и, реже, двурядные. Однорядные лучи — палисадно-гомогенные, двурядные — гетерогенные. Высота лучей не превышает 10—12 слоев. Гетерогенные лучи состоят из высоких стоячих клеток по краям и довольно низких лежачих в середине. Стенки клеток лучей немного утолщены. На стенках, примыкающих к сосудам, наблюдаются

многочисленные, окаймленные, тесно расположенные многоугольные поры в очередном расположении.

Проведенное сравнение анатомического строения древесины *P. granatum* и *P. protopunica* показало, что при общем большом сходстве в строении их древесины имеются и различия: у *P. protopunica* преобладают просветы сосудов, собранные в группы и цепочки, а у *P. granatum* — одиночные; у *P. protopunica* имеются сосудистые и волокнистые трахеиды, у *P. granatum* эти элементы отсутствуют; и наконец для *P. protopunica* характерны одно- и двурядные лучи, тогда как у *P. granatum* они только однорядные.

Грегуш (1959) в описании древесины *P. granatum* отмечает, что иногда можно встретить клетки паренхимы. Наши исследования этого не подтвердили — ни у одного из исследованных видов паренхимы отмечено не было; более того, именно отсутствие паренхимы и является одной из особенностей строения древесины рода *Punica*. Это подтверждается еще и тем, что кристаллы расположены в волокнах, тогда как при наличии древесинной паренхимы они, как правило, приурочены к последней.

Строение древесины *Punica protopunica* характеризуется некоторыми особенностями, представляющими безусловный интерес для эволюционной анатомии. В ней сохранились волокнистые трахеиды — признак примитивный, отсутствующий у всех представителей порядка *Myrtales*, что говорит о глубокой древности вида. С другой стороны, этот признак сочетается с признаками высокой специализации — наличием сосудистых трахеид и организованным расположением сосудов. Следовательно, можно полагать, что вид этот действительно является исходным в роде (что оправдывает его видовой эпитет); но он прошел длительную независимую эволюцию, в результате которой приобрел такие черты специализации, которые у *P. granatum* отсутствуют.

Образец древесины *Punica protopunica* был прислан из Англии др. А. Р. Смитом А. Л. Тахтаджяну, который передал его мне на исследование. Выражаю им свою искреннюю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Greguss P. (1959). Holzanatomie der europäischen Laubhölzer und Sträucher. — Metcalf C. R., L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons, I и II.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 IX 1972).

---

УДК 581.9+582]582.734.3 (571.642)

**В. В. Пономаренко**

## БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О *MALUS SACHALINENSIS* (KOM.) JUZ.

V. V. PONOMARENKO. BOTANIC-GEOGRAPHICAL AND TAXONOMICAL DATA ON *MALUS SACHALINENSIS* (KOM.) JUZ.

Яблоня сахалинская распространена на Сахалине не повсеместно и неравномерно. Встречается она в средней и южной частях острова, а также на южных Курильских островах — Кунашире и Итурупе. За пределами СССР граница ареала яблони проходит по северным и центральным островам Японии — Хоккайдо и Хонсю.

Нами отмечено большое сходство яблонь сахалинской и маньчжурской по размерам и степени опушения побегов, листьев, цветков и плодов. Обе яблони имеют общие



биологические особенности, обладают средней морозоустойчивостью, устойчивы к ряду грибных заболеваний, мезофильны, являются хорошими подвоями для культурных сортов. Произрастают яблони сахалинская и маньчжурская в сходных экологических условиях на побережье и островах Восточной Азии, в районах с приморским муссонным климатом.

Большое сходство при отсутствии крупных таксономических различий между этими яблонями дает нам основание лишить яблоню сахалинскую ранга вида и считать ее подвидом маньчжурской яблони — *Malus manchurica* ssp. *sachalinensis* (Juz.) Ponom. stat. nov.

В состав яблонь, произрастающих на территории СССР, входит яблоня сахалинская — *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. Этот вид яблони малоизучен. Отсутствует он в живых коллекциях научно-исследовательских учреждений и весьма слабо представлен в наших гербариях. Литературные источники содержат очень краткие и неполные сведения о яблоне сахалинской. До настоящего времени нет единого мнения об ее систематическом положении. Никто из монографов — специалистов по систематике рода *Malus* — до настоящего времени не посещал Сахалина.

Впервые яблоня на Сахалине была отмечена Ф. Б. Шмидтом во время путешествия в 1860 г. по острову и приведена им в «Сахалинской флоре» (1868, 1874) под № 152 как *Pyrus baccata* L. Долгое время оставалась неясной биология и экология этого растения, не было даже хороших морфологических описаний.

Н. И. Кичунов (1902 : 250) писал, что «*Pyrus baccata genuina* встречается даже на Сахалине, где она, довольствуясь минимумом жизненных условий, какими располагает этот угрюмый край, растет в виде кустарника, зацветающего лишь в июле и успевающего в течение короткого лета принести свои мелкие плоды». В. Л. Комаров обратил внимание на морфологические особенности *P. baccata* и на этикетке образца, собранного А. Н. Криштофовичем, сделал пометку — *Malus baccata* L. var. *sachalinensis* Kom. Таким образом, он перевел ее в род *Malus* и выделил как разновидность сибирской ягодной яблони. При обработке дикорастущих яблонь СССР С. В. Юзепчук (1939) на основании гербарного образца, собранного доктором медицины Ф. М. Августиновичем, возвел яблоню сахалинскую в ранг вида — *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. Эту яблоню как самостоятельный вид признают Ал. А. Федоров и О. М. Полетико (1954), И. Т. Васильченко (1963), В. Н. Ворошилов (1966), Д. П. Воробьев (1968), П. М. Жуковский (1971). Подвидом сибирской яблони — *Malus baccata* ssp. *sachalinensis* (Juz.) Likh. — считают яблоню сахалинскую Ф. Д. Лихонос (1968) и В. Т. Лангенфельд (1970). Японские ботаники отмечали яблоню на Сахалине. Накаи (Nakai, 1916) указывает, что на Сахалине, Хоккайдо, в Северо-Восточном Китае, Уссурийском крае и Корее произрастает *Malus baccata* var. *manshurica* Schneid. Асами (Asami, 1927) подтвердил данные о распространении маньчжурской разновидности сибирской яблони в этих районах. Коидзуми (Koidzumi, 1934) отнес эту яблоню к *Malus manshurica* (Max.) Kom., установив ее распространение на Сахалине, Хоккайдо, Хонсю, в районе Амура, в Уссурийском крае, Корее и Северном Китае; он указал также на произрастание *M. baccata* на Сахалине, Хоккайдо, в Северной Монголии, Северном Китае и Восточной Сибири. Наличие этой яблони на Сахалине, Хоккайдо, Хонсю и Корее отмечает Сугавара (Sugawara, 1940) в работе по флоре. о. Сахалина; он приводит довольно подробное морфологическое описание яблони под названием *M. manshurica*, но рисунки побегов, листьев, цветков и плодов этой яблони обозначает как *M. baccata*. В последней крупной работе о флоре Японии Овий (Ohwi, 1966) приводит для Хоккайдо, Хонсю, Сахалина, Южных Курил, Корейского полуострова, Уссурийского края и Китая *Malus baccata* var. *manshurica* Schneid.

Современный ареал сахалинской яблони на территории СССР включает южную часть Сахалина и Южные Курилы с островами Кунашир и Итуруп (Воробьев, 1963; Ворошилов, 1966). А. И. Толмачев (1956) отмечает, что яблоня распространена на Сахалине неравномерно и далеко не повсеместно встречается в южной и средней частях острова, а на севере ее ареал граничит с бассейном р. Набиль, где она достигает почти 51°30′ с. ш.

Д. П. Воробьев (1963) сообщает, что на о. Итуруп (Курилы) проходит северная граница 172 видов растений, в том числе сахалинской яблони.

С целью изучения биологических особенностей, условий произрастания, способа размножения и формового разнообразия сахалинской яблони мы исследовали летом 1972 г. южные районы Сахалина. Для статистической обработки проводились промеры плодов и листьев в 30-кратной повторности, определяли высоту и возраст деревьев. Был собран гербарий и сфотографированы интересные экземпляры растений. Для сопоставления морфологических признаков сахалинской и маньчжурской яблонь нами была совершена поездка в Приморский край. Кроме того, просмотрен гербарный материал Ботанического института АН СССР, Главного ботанического сада АН СССР, Всесоюзного института растениеводства, Биолого-почвенного института Дальневосточного центра АН СССР, Сахалинского комплексного научно-исследовательского института.

Рельеф о. Сахалин большей частью гористый. Все основные горные образования вытянуты в меридиональном направлении. Абсолютная высота гор Сахалина невелика. В средней и южной частях Сахалина имеются глубокие эрозионные долины и низменности. Наименьшее расстояние между юго-восточной частью Сахалина и южными островами Курильской гряды составляет 300—350 км, а о. Хоккайдо отделен от Сахалина проливом Лаперуза шириной около 40 км.

Климат в южной части Сахалина муссонный, со снежной ветреной зимой. Средняя температура января составляет —12.9°, а минимальная до —38°. Весна затяжная, холодная, тепло наступает на 25—30 дней позднее, чем в Приморском крае. Повышение температуры весной идет медленно, постепенно просыхает и прогревается почва. Лето сырое, туманное, средняя температура наиболее теплого месяца — августа — составляет в Южно-Сахалинске 17.1°. Климатические условия южных Курильских островов (Кунашир, Итуруп) близки к условиям северной части о. Хоккайдо, но более мягкие по сравнению с южной частью Сахалина (минимальная температура в пос. Курильске —26°, в г. Камикава —23°).

Наш маршрут проходил через Холмский, Невельский, Долинский и Анивенский районы и окрестности Южно-Сахалинска. Нас интересовали местообитания и экологическая приуроченность яблони на Сахалине. Были обследованы берега рек Найбы, Лютоги, многих мелких речек, а также юго-западное побережье Татарского пролива и побережье Охотского моря. В этих местах дикорастущей яблони сахалинской не обнаружено. По опушкам леса, на склонах сопок, по побережью и долинам речек она не встречалась. Не найдена эта яблоня и во вторичных лесных группировках, возникающих после пожаров и рубок леса, в которых мы встречали сибирскую яблоню в Восточной Сибири и маньчжурскую яблоню в Приморском крае (Пономаренко, 1972а, б). Опрос местного населения, лесников и краеведов по пути нашего следования не позволил установить местонахождения яблони сахалинской в диком состоянии. Эта яблоня всюду встречалась только в культуре. Растет она в городах, в поселках, в приусадебных садах, используется в парках и скверах как декоративное растение. Нередка яблоня сахалинская на окраине сел и поселков, но здесь мы склонны относить ее появление за счет заноса и распространения семян из посадок. Растет одичавшая яблоня и на местах бывших садов и населенных пунктов, в местах заброшенных селений. Так, например, эта яблоня имеется на площади 3 га в 8 км от поселка Быково, вверх по течению Найбы, на месте когда-то бывшего плодово-ягодного колхозного сада. Впоследствии сад был заброшен, и культурные сорта вымерзли, а подвои яблони сахалинской выросли в самостоятельные растения. Участок постепенно зарастает древесной и кустарниковой растительностью, что создает впечатление наличия группы дикорастущих яблонь. На побережье Охотского моря под Стародубском на месте бывшего дома произрастают несколько одичавших яблонь.

При изучении литературы выяснилось полное отсутствие прямых указаний о местах произрастания дикорастущей яблони. Авторы в своих работах не указывают ни районов, ни местонахождений яблони сахалинской в диком состоянии. По данным Сугавары (1940), яблоня приурочена к долинам, но места ее произрастания находятся в населенных пунктах (Холмск, Южно-Сахалинск, Корсаков, Углегорск, Пятиречье, Орлово, Тамари, Стародубское, Охотское и др.). Л. Е. Рыбак (1949) пишет, что яблоня сахалинская растет отдельными деревьями или группами по 2—3 дерева в защищенных речных долинах, в смешанных лесах, среди пойменной растительности, на аллювиальных почвах, но в качестве примера он приводит только один факт произрастания дикорастущей яблони: «По сообщению А. И. Толмачева, к северо-западу от Долинска он встречал дикую сахалинскую яблоню на побережье Охотского моря». Остальные примеры касаются только населенных пунктов. Г. И. Никитин (1957) указывает на большое количество яблонь на юге у населенных пунктов и по опушкам леса, Н. В. Усенко (1969) указывает ее для «прибрежных смешанных лесов». В книге «Растительный мир Сахалина» М. Г. Попов (1969) приводит большое число растений, в том числе дикорастущих плодовых, но яблоню он не упоминает.

Точные местообитания яблони сахалинской для Южных Курил указывает Воробьев (1968). Им отмечена яблоня на Охотском побережье между береговыми валами, морскими террасами и скалами, в долинах лиственных лесов в 2—3 км от устья р. Курилки, а также в центральной части о. Итуруп на разнотравных лугах с кустарником и по берегам ручьев. Яблонь на Курильских островах немного.

Гербарий яблони сахалинской представлен небольшим числом листов. Первые образцы — 5 экземпляров (плоды, листья, цветки) собраны в 1860—1861 гг. Ф. Б. Шмидтом и его помощником Г. П. Гленом. Места сбора яблони: окрестности Дуи (р-н г. Александровска-Сахалинского), долина Трутоги (теперь р. Лютога) и Туная (оз. Тунайча). Позже гербарий в долине р. Тыми собирали Ф. М. Августинович (1880 г.) и Б. Пильсудский (1894 г.). Образцы яблони с западного берега в районе Пильво представлены сборами О. А. Дербек (1910 г.) и А. Н. Криштофовичем (1919 г.), а с южного побережья залива Анива возле селения айнов Таранай — сборами В. Н. Васильева (1912 г.). В гербариях Советского Союза яблоня сахалинская, за исключением образцов, собранных около населенных пунктов и в посадках, представлена образцами, собранными на песках у моря в районе Анива и близ мыса Ламакон (Д. П. Воробьев, 1966 г.); в Александровском районе на морском склоне в Широкой Пади (Т. И. Нечаева, 1967 г.) и на скалах к югу от Первой речки (Е. М. Егорова, 1968 г.); на берегу Охотского моря, между устьями р. Найбути и пос. Айск (Л. В. Моторина, 1952 г.). Как видно из этих примеров, яблоня встречается на севере и юге Сахалина. Большинство гербарных образцов собрано в прибрежных районах. Растет яблоня в виде единичных растений и встречается редко. На гербарных этикетках она отмечена в виде низкорослых деревцев или кустов, особенно на скалах и песках берега моря. Даже в благоприятных условиях долины р. Тыми деревья не превышают высоты 15 футов или 4.5 м (Августинович, 1880 г.). По устному сообщению Е. М. Егоровой, при обследовании острова она встречала яблоню на берегу Татарского пролива в районе Широкой Пади в виде низкорослых кустовидных или прижатых флагообразных растений, одиночных, реже объединенных в группы по нескольку особей.

В литературе приводится различная высота яблони, произрастающей в посадках: до 6 м (Рыбак, 1949), 3—7 м (Sugawara, 1940), 6—8 м (Никитин, 1957).

Типичная яблоня сахалинская имеет форму дерева или большого куста. Обычно на Сахалине штамб ствола дерева невысокий, и часто нижние скелетные ветви пригнуты к земле. Такое естественное формирование яблони обусловлено ежегодными обильными снегопадами и сильными ветрами. По этой причине взрослое дерево с возрастом становится широко раскидистым, и яблоня не достигает такой высоты, как яблоня маньчжурская. Одичавшая яблоня имеет высоту 3—5 м, в посадках около

4—6 м, а в парке культуры и отдыха г. Южно-Сахалинска 7—8 м. Два самых высоких дерева (9 м) растут на Холмском опытном поле и в Южно-Сахалинске. К югу с улучшением условий произрастания высота деревьев увеличивается. На о. Итуруп яблоня достигает 12 м (Воробьев, 1963), а на о. Хоккайдо 15 м высоты (Asami, 1927).

Деревья густоветвистые, с плоско-округлой или шаровидной раскидистой кроной. Диаметр проекции кроны достигает 5—8 м. Скелетные ветви очень прочные, отходят под большим тупым углом от ствола дерева, что делает их устойчивыми к сильным ветрам. Только в двух случаях нам встретились разломы старых скелетных ветвей. Кора на стволе и скелетных ветвях темно-серая, на побегах красновато-коричневая и коричневая. Диаметр штамба 25—50 см, а скелетных ветвей до 30 см. У яблони отмечено наличие колючек (Sugawara, 1940; Никитин, 1957), нами они на деревьях не найдены. Толмачев (1956) указывает на большое число укороченных боковых побегов у яблони сахалинской; до набухания почек они производят впечатление крупных деревянистых колючек. У яблони сахалинской во всех районах обследования отмечен хороший прирост годичных побегов с крупными и здоровыми листьями. Возможно, что сильный рост был вызван отсутствием или небольшим урожаем плодов. Промеры листьев из средней части побегов, взятых в 30-кратной повторности, показали, что длина листовой пластинки колеблется от 50 до 133 мм, а ширина от 24 до 70 мм. Листья продолговато-овальные, вытянутые в длинное остроконечие, по краю островато- или остро пильчато-зубчатые, кверху крупно-остропильчатые, в нижней половине иногда цельнокрайные, с клиновидным основанием. У сближенных в розетки листьев край чаще цельнокрайный по всей длине, а на волчках (сильных ростовых побегах), и побегах пневой поросли — остро-крупнозубчатый. Молодые побеги и листья опушены, у взрослых листьев опушение сохраняется снизу вдоль жилок. Прилистники крупные, длинные и острые. Черешок 16—48 мм длины, опушенный (табл. 1, рис. 1).

ТАБЛИЦА 1

Размеры пластинки листа и черешка *Malus sachalinensis* и *M. manshurica* (в мм) (данные для каждого образца — среднее из измерений 30 листьев, 1972 г.)

| Номер дерева | Длина листа | Амплитуда варьирования длины пластинки | Ширина листа | Амплитуда варьирования ширины пластинки | Длина черешка | Амплитуда варьирования длины черешка |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Malus sachalinensis* | | | |
| 1 | 84.2 | 64—105 | 42 | 24—53 | 29 | 20—42 |
| 2 | 84.1 | 50—122 | 43 | 28—53 | 28 | 20—46 |
| 3 | 102.0 | 71—133 | 52.2 | 43—65 | 22.3 | 16—36 |
| 4 | 83.2 | 67—97 | 43.2 | 35—53 | 25.2 | 18—33 |
| 6 | 94.3 | 74—122 | 53 | 42—70 | 31 | 21—48 |
| 7 | 92 | 77—112 | 41.2 | 35—50 | 26 | 20—40 |
| 8 | 96.1 | 82—117 | 50.2 | 43—58 | 27.3 | 21—32 |
| Среднее | 90.9 | 64—133 | 46.4 | 24—70 | 26.9 | 16—48 |
| | | | *Malus manshurica* | | | |
| 11 | 84 | 72—102 | 54 | 44—61 | 33 | 19—45 |
| 12 | 75.2 | 62—88 | 51.3 | 45—58 | 30.3 | 25—36 |
| Среднее | 79.6 | 62—102 | 52.6 | 44—61 | 31.6 | 19—45 |

Для сравнения в табл. 1 приведены средние размеры и амплитуда изменчивости листовой пластинки яблони маньчжурской. Длина листа



у дикорастущей яблони маньчжурской немного меньше, чем у яблони сахалинской, растущей в культуре. Как видно из таблицы, у обоих видов довольно сходные морфологические признаки листовой пластинки, они близки также по степени опушения.

У сахалинской яблони цветки около 3—4 см в диаметре, белые, снаружи розоватые, душистые, лепестки 18—20 мм длины, продолговато-овальные; столбиков 5, длина их 8—8.5 мм, равна длине тычинок. Цветки собраны по 3—8 в зонтиковидные соцветия, на длинных тонких цветоножках.

В литературе указывается различная форма плодов: круглые (Sugawara, 1940), округлые или продолговатые (Федоров, Полетико, 1954),



Рис. 1. Листья и плоды *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz.

шаровидные или овальные (Васильченко, 1963), продолговатые (Жуковский, 1971). Измеряя плоды яблони сахалинской, мы установили, что их высота или длина равна или чуть меньше ширины. Плоды имеют шаровидную или округлую форму, плодов другой формы нами не найдено (рис. 1).

В табл. 2 приведены данные о размерах плодов у яблонь сахалинской и маньчжурской. Яблоня маньчжурская, растущая на материке (район ж.-д. станций Спутник и Чайка), имеет близкие к яблоне сахалинской размеры плодов и плодоножек, а деревья, растущие на островах в заливе Петра Великого, имеют более крупные плоско-округлые плоды и длинные плодоножки (табл. 2). Следует отметить, что урожай плодов в 1972 г. у яблони маньчжурской в Приморском крае был хороший и плоды крупнее, чем в предыдущем году.

Плоды яблони сахалинской красные или темно-красные, кислые, терпкие, после заморозков становятся мягкими, прозрачными, наливными, чашелистики опадающие. Собраны в пучки по 3—6 штук, на длинных плодоножках, прочно держатся на дереве до весны. Прошлогодние плоды мы наблюдали на дереве с плодами нового урожая. Весовое содержание семян в плодах яблони сахалинской составляет 10.96% (Рыбак, 1949), а у яблони маньчжурской 10.9% (Бранке, 1935).

Средний возраст обследованных деревьев сахалинской яблони составлял 20—40 лет, что значительно меньше, чем возраст маньчжурской

ТАБЛИЦА 2

Размеры плодов *Malus sachalinensis* и *M. manshurica* (в мм) (средние для 30 плодов с одного дерева, 1972 г.)

| Пункт | Длина | Амплитуда варьирования | Ширина | Амплитуда варьирования | Длина плодоножки | Амплитуда варьирования |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Malus sachalinensis* | | | | | | |
| с. Новоалександровск | 10.2 | 8—11.5 | 10.2 | 8—12 | 39.4 | 16—52 |
| г. Холмск | 8.2 | 7—9.5 | 8.4 | 7—10 | 29 | 22—36 |
| г. Южно-Сахалинск | 10.3 | 9.5—11.5 | 10.4 | 9.5—11 | 41 | 31—55 |
| г. Долинск | 10.2 | 9.5—11.5 | 10 | 8.5—11 | 31.2 | 22—42 |
| с. Луговое | 10 | 8.5—11 | 10.6 | 9—12 | 40 | 33—47 |
| *Malus manshurica* | | | | | | |
| ст. Чайка | 12.1 | 10—14 | 10.4 | 8.5—12 | 40 | 29—61 |
| ст. Спутник | 8.6 | 8—10 | 9.2 | 8.5—10 | 32.3 | 26—43 |
| о. Попов | 11.5 | 10—13 | 11 | 9—12 | 44.2 | 35—57 |
| о. Желтухин | 11.2 | 9—12 | 11.4 | 10—13 | 51.1 | 35—67 |
| о. Рикорда | 10.5 | 9—11.5 | 12.4 | 11—14.5 | 48.6 | 39—65 |

яблони в Приморье. Возраст 65—70 лет отмечен всего у нескольких деревьев. Такие яблони растут в защищенной сопками долине юго-западного побережья, на Холмском опытном поле, в парках г. Долинска и Южно-Сахалинска (рис. 2), где за деревьями производится уход. Срок жизни яблони на Сахалине в значительной степени зависит от условий местообитаний (экспозиция склона, уровень грунтовых вод, произрастание с другими видами растений и т. д.). Мы наблюдали, что на защищенных от ветра участках южных склонов, на сухих дренированных и открытых местах, яблоня хорошо плодоносила и имела здоровый внешний вид дерева.



**Рис.** 2. 70-летняя яблоня в парке культуры г. Южно-Сахалинска, высота дерева 9 м, диаметр штамба 50 см.

Сахалинская яблоня имеет короткий вегетационный период — около 130—150 дней. Вегетация начинается в конце апреля, а цветение в южной части острова в первой половине июня и в его северной части — во второй половине. Созревают плоды в конце сентября-начале октября. Урожай плодов бывает через 1—2 года. Хорошо развитое дерево 20—25-летнего возраста может дать до 10—15 кг плодов и более. Листопад начинается в сентябре, годичные побеги успевают вызреть к началу заморозков. Сахалинская яблоня по сравнению с культурными сортами и яблоней Зибольда более зимостойка, сильных зимних повреждений вегетативных частей дерева не замечено; наблюдается лишь подмерзание верхушек побегов (на однолетних приростах). Однако морозоустойчивость ее ниже, чем у яблони сибирской; поэтому она не заходит на север Сахалина и произрастает только на двух южных островах Курильской гряды.



Яблоня сахалинская не поражается солнечными ожогами в зимне-весенний период, мезофильна, хорошо переносит избыток влаги и может расти длительное время на переувлажненной почве. Устойчива к парше и другим грибным заболеваниям, но страдает от монилиоза; возбудитель его в настоящее время приспособился к циклу развития яблони сахалинской. Повреждения деревьев яблони вредителями нами не отмечено, но по рассказам очевидцев она сильно страдает от яблонной моли.

Размножается яблоня сахалинская семенами и корневыми отпрысками. Возле старого материнского дерева, на участке площадью 170×180 см, нами отмечено 27 молодых корневых отпрысков разного возраста. Кроме того, может возникать обильная пневая поросль возле штамбов поврежденных или усыхающих деревьев. В посадках у яблонь появляющиеся отпрыски удаляют. Мы наблюдали интересную особенность в росте подвоя яблони сахалинской. В результате гибели привоя культурного сорта подвой начал расти, образовав не 1—2 ствола, а широкий плотный куст, что связано с воздействием обильного снегового покрова (рис. 3).



Рис. 3. Рост подвоя яблони сахалинской на месте бывшего плодового сада в Долинском районе.

Яблоня сахалинская хорошо размножается семенами и используется как основной материал для подвоев в питомниках Сахалина для прививки культурных сортов. Сотрудник Холмского опытного поля Т. Г. Воронова в своих работах относит подвои к сибирской яблоне («сибирке»). Осмотр маточных деревьев, с которых берутся семена, показал, что это обычная сахалинская яблоня. Единственное дерево *M. baccata* нам встретилось на Сахалине в коллекции дендропарка лесной станции в г. Долинске. Биологические свойства подвоев яблони сахалинской очень близки к яблоне маньчжурской. Оба вида хорошо срастаются с привоем обыкновенной яблони и долговечны. Мы встретили несколько старых сохранившихся деревьев сортов Папировка и Астраханское Красное, посаженных ранее. Поросль у штамбов позволила определить подвой — яблоню сахалинскую. На Холмском опытном поле яблоневый сад состоит из прививок на этом подвое, который хорошо срастается с культурными сортами. Сибирская яблоня не может служить надежным подвоем ввиду биологического несоответствия ее с привоями. Это хорошо показано в работе Т. П. Самойлова (1948). Он поставил в 1936 г. опыт с целью изучения влияния подвоев маньчжурской и сибирской яблонь на длительность жизни крупноплодных сортов в условиях Приморского края. К 1945 г. все сорта, привитые на подвое сибирской яблони, полностью погибли, а на подвое маньчжурской яблони были в хорошем состоянии и дали высокий урожай плодов.

Сахалинских яблонь в посадках на острове немного. В годы пребывания японцев на юге Сахалина они широко использовали эту яблоню для озеленения. Больше всего ее осталось в городах Южно-Сахалинске, Холмске, Долинске, Корсакове в посадках вдоль дорог, улиц и аллей. По предварительным подсчетам на Сахалине произрастает около 3 тысяч деревьев (Рыбак, 1949). В настоящее время количество яблонь увеличилось за счет использования в зеленом строительстве и садоводстве.

Нас интересовал вопрос, является ли яблоня сахалинская автохтонным или адвентивным видом. На Сахалине к 1860 г. было 10 видов растений, занесенных русскими и японцами (Шмидт, 1874). В настоящее время число завезенных или случайно занесенных человеком видов уже превышает 100 (Толмачев, 1959). Ф. Б. Шмидт сообщает, что аборигенные жители острова — гиляки, ороки и айны «вовсе не занимались ни земледелием, ни садоводством». В приводимом им списке местных растений Сахалина, содержавшем около 200 названий на языке аборигенов, встречаются жимолость, боярышник, актинидия, черемуха, шиповник, смородина, малина, брусника и другие растения, используемые гиляками и айнами, но яблоня не значится (Шмидт, 1874). Это доказывает, что на Сахалине яблоня была распространена мало и в незначительном количестве. Отметим в связи с этим, что Толмачев (1959) указал на раздробленность ареалов *Juglans sieboldiana*,[1] *Ligustrum yezoense*, *Lonicera sachalinensis*, *Malus sachalinensis* на Сахалине, а также на то, что здесь находится северный предел распространения этих видов.

По общему облику яблоня на Сахалине производит впечатление не процветающего вида. У нее обнаруживается ряд признаков угнетенности. По мере продвижения на север происходит уменьшение размеров дерева. В образовании растительного покрова острова яблоня сахалинская не играет никакой роли. Раздробленность ее ареала на относительно небольшие и сильно разобщенные участки обусловливает сокращение ее распространения и количества. Одичавшая яблоня проявляет различные признаки угнетенности, а при сильном заглушении другими породами она даже может погибнуть. У нее мало выражен полиморфизм. Вымирание этого вида, по-видимому, происходит в результате антропогенных постепенных изменений физико-географических условий острова, нарушений естественной экологической среды в связи с ограниченностью занимаемых им площадей, избыточным увлажнением, недостатком тепла, сменой растительности и т. д. Начиная с позднего неогена, площадь, занимаемая темнохвойными лесами, начинает расширяться. В настоящее время процесс замещения широколиственных лесов темнохвойными на Сахалине почти завершен (Толмачев, 1954, 1955, 1959). Но еще кое-где в благоприятных условиях среди темнохвойного леса встречаются участки, занятые дубом, ясенем, вязом, кленом и другими лиственными породами. Сейчас на Сахалине видное место занимают многочисленные бореальные элементы, связанные своим существованием с темнохвойными лесами. Между тем большинство видов яблони обычно приурочено к широколиственным лесам в лесной и лесостепной зонах.

Важным вопросом является выяснение центров происхождения и разнообразия и уточнение границ ареала яблони сахалинской. Формирование растительности Сахалина тесно связано с его геологической историей. Е. В. Вульф (1944) писал, что на юге Сахалина можно наблюдать значительное видовое сходство флоры с флорой о. Хоккайдо, которое по направлению к северу постепенно убывает. По данным Кудо (Kudo, 1928), флора о. Хоккайдо, южного Сахалина и южной части Курильских островов носит японский характер. Например, аянская ель, пихта Майра, каменная береза, японская вишня, черемуха аянская, скимия, курильский бамбук и многие другие растения свойственны не только южному Сахалину, но и северной части о. Хоккайдо. В результате последней трансгрессии моря и опускания восточной окраины Азии примерно на 200—300 м нарушилась связь материка с островами (Линдберг, 1955). На многочисленных островах в Японском море встречается яблоня маньчжурская, которая в настоящее время произрастает на материке в Восточной Азии. Это остатки ареала вида, некогда занимавшего большие площади, сохранившегося на островах после опускания суши. На более позднее сохранение связи между Японией и Сахалином указывает тождество ряда видов южного Сахалина с видами северной Японии, в то время как на азиатском материке они замещены другими, викарными, видами или же представлены другими разновидностями. На Сахалине и Хоккайдо имеются *Phellodendron sachalinense*, *Juglans sieboldiana*, *Vitis kaempferi*, *Anemone flaccida*, *Bupleurum sachalinense*, а в Приморском крае — *Phellodendron amurense*, *Juglans manshurica*, *Vitis amurensis*, *Anemone baicalensis*, *Bupleurum longiradiatum* и др.

Анализ гербарного материала и изучение описаний в литературе позволили нам сделать вывод, что яблоня сахалинская тождественна яблоням, произрастающим на Южных Курилах и о. Хоккайдо. Они имеют одинаковое морфологическое строение, общие биологические особенности, обитают в близких экологических условиях. Яблони на Сахалине (Sugawara, 1940) и островах Хоккайдо и Хонсю (Asami, 1927; Ohwi, 1966) имеют одни и те же японские названия и синонимы: Эдзо-но-коринго, Эдзо-цуми, Карафуто-цуми, Карафуто-каидо, Саннанси. Поэтому нет никаких оснований выделять яблоню сахалинскую в самостоятельный вид, отделяя ее от японской яблони. Граница ареала яблони сахалинской проходит по средней части Сахалина, охватывает южные острова Курил (Кунашир и Итуруп) и далее проходит по центральной и северной части островов Хоккайдо и Хонсю. Яблоня сахалинская обособилась под влиянием местных условий от близкородственного вида — *M. manshurica*. На Сахалине находится северный предел распространения этой яблони. Поэтому не обнаружены процессы формообразования и слабо выражен полиморфизм. Это подтверждает положение Н. И. Вавилова (1931), что в центрах своих ареалов дикие плодовые растения отличаются изумительной полиморфностью, а к периферии ареалов многообразие их форм резко сокращается, наблюдается снижение количества доминантных признаков. Центр ареала яблони сахалинской находится в Японии.

До настоящего времени не решен вопрос о систематическом положении сахалинской яблони. Японские систематики объединяют в один вид яблони, растущие на Сахалине, Курилах, Хоккайдо и Хонсю, с яблонями Дальнего Востока СССР, п-ва Корея и Китая. Одни ботаники считают эти яблони самостоятельным видом — маньчжурской яблоней, другие относят их к маньчжурской разновидности сибирской ягодной яблони. Это нельзя признать правильным, так как в Уссурийском крае, Амурской области, Северном Китае и Восточной Сибири произрастает *M. baccata*, а на юге Приморского края, на Корейском полуострове и Северо-Восточном Китае — *M. manshurica*. Таксономическая самостоятельность этих видов показана китайскими монографами рода *Malus* — Джу Те-тсуня и Джен Чен-лунга (Yü Te-tsun, Yen Chen-lung, 1956) и нами для Дальнего Востока СССР (Пономаренко, 1972б).

С. В. Юзепчук (1939) выделил яблоню сахалинскую в самостоятельный вид. Таксономическим признаком послужило наличие длиннозаостренных, с остропильчато-зубчатым краем листьев. У яблони сахалинской отмечены несколько меньшие размеры дерева (Васильченко, 1963), более мелкие плоды и более короткий черешок листа (Усенко, 1953), чем у яблони маньчжурской. Сличение морфологических признаков этих видов на Сахалине и в Приморском крае показало, что высота дерева зависит от условий произрастания. Маньчжурская яблоня, растущая на побережье Амурского залива, имеет высоту 3—6 м, на материке — 8—15 м, а на островах залива Петра Великого представлена карликовыми деревьями. В благоприятных условиях яблоня сахалинская может достигать высоты 10—15 м. Оба вида имеют крупные листья, цветки и плоды (табл. 1 и 2). На молодых побегах и листьях у них имеется опушение,

[1] Названия видов приведены по «Флоре СССР».

а у взрослых деревьев опушение сохраняется обычно снизу вдоль жилок. Яблоня сахалинская отличается от маньчжурской более удлиненными зубчатыми листьями, хотя на островах Желтухин и Рикорда в Приморском крае мы наблюдали маньчжурскую яблоню с хорошо выраженной верхушкой и зубчатым краем листа. Просмотр гербария из северо-восточных провинций Китая показал на наличие большого разнообразия в степени зубчатости и форме листьев у яблони маньчжурской. Обе яблони мезофильны, переносят избыточное увлажнение приморского муссонного климата, обладают средней морозоустойчивостью, устойчивы к ряду грибных заболеваний, в том числе к парше. Они являются хорошими подвоями для домашней яблони. Обе приурочены к островам и побережью Восточной Азии. В результате изучения и детального сопоставления рассматриваемых видов мы пришли к выводу, что яблони сахалинская и маньчжурская имеют близкие морфологические признаки, общие биологические особенности и произрастают в сходных экологических условиях. Поэтому мы лишаем яблоню сахалинскую ранга вида и считаем ее подвидом яблони маньчжурской.

*Malus manshurica* ssp. **sachalinensis** (Juz.) Ponomarenko stat. nov. (*Malus sachalinensis* Juz. 1939, Fl. USSR, 9 : 372, 493).

Обследование садов Сахалина показало, что интродуцированные сорта яблони не получили здесь широкого распространения и угнетены. На Холмском плодовом поле испытывались 272 сорта яблонь, из них наиболее приспособленными оказались Долго, Джон-Доуни, Папировка, Славянка и Уэлси. Умеренное количество тепла в короткий вегетационный период отрицательно сказывается на развитии яблони. Побеги дают 2—3 прироста, которые продолжаются до самых заморозков; в результате они не успевают полностью одревеснеть и ежегодно подмерзают до уровня снежного покрова. Для созревания плодов осенне-зимних и зимних сортов яблони не хватает суммы активных температур. В Новоалександровке у многих сортов яблони в конце августа мы наблюдали вторичное цветение. Деревья имели больной вид, слабо облиственные побеги, на ветвях и штамбе были морозобоины коры. Особенно сильный вред яблоне причиняют грибные заболевания. Муссонный климат благоприятствует развитию парши и монилиоза, что нередко вызывает гибель целых деревьев. Повреждают крону обильные снегопады и сильные ветры, имеющие иногда скорость 35 м и более в секунду. Поэтому промышленная культура яблони в настоящее время на Сахалине невозможна. Урало-сибирские сорта яблони типа ранеток и китаек не способны помочь делу ввиду их неустойчивости к парше. Верный путь для решения этой проблемы — создание местных иммунных и зимостойких сортов яблони. Исходным материалом для селекции должны послужить яблони сахалинская и маньчжурская, как наиболее приспособленные к муссонному климату Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА

Бранке Ю. В. (1935). Химизм диких плодов и ягод Дальневосточного края.— Вавилов Н. И. (1931). Дикие родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 26, 3. — Васильченко И. Т. (1963). Новые для культуры виды яблони. — Воробьев Д. П. (1963). Растительность Курильских островов. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Жуковский П. М. (1971). Культурные растения и их сородичи. — Кичунов Н. И. (1902). Мелкоплодные яблони. Плодоводство, 4. — Лангенфельд В. Т. (1970). Род *Malus* Mill. (систематика, география, филогения). — Линдберг Г. У. (1955). Четвертичный период в свете биогеографических данных. — Лихонос Ф. Д. (1968). О происхождении сортов культурной яблони. Генетика, 3. — Никитин Г. И. (1957). Дикорастущие плодово-ягодные растения Сахалина и Курил. — Пономаренко В. В. (1972а). Сибирская ягодная яблоня в Забайкалье. Растит. ресурсы, VIII, 1. — Пономаренко В. В. (1972б). Систематическое положение *Malus manshurica* (Maxim.) Kom. Бот. ж., 57, 10. — Попов М. Г. (1969). Растительный мир Сахалина. — Рыбак Л. Е. (1949). Дикорастущие плодово-ягодные растения Сахалина и их использование. Дисс. М. — Самойлов Т. П. (1948). К вопросу о долговечности плодовых культур



в условиях Приморского края. Материалы к изучению природных ресурсов Дальнего Востока, 1. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Толмачев А. И. (1955). Геоботаническое районирование о. Сахалина. — Толмачев А. И. (1956). Деревья, кустарники и деревянистые лианы о. Сахалина. — Толмачев А. И. (1959). О флоре о. Сахалина. — Усенко Н. В. (1953). Плодовые и ягодные растения лесов Дальнего Востока. — Усенко Н. В. (1969). Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. — Федоров Ал. А., О. М. Полетико. (1954). Род яблоня. Деревья и кустарники СССР, 3. — (Шмидт Ф. Б.) Schmidt Fr. (1868). Flora sachalinensis. Reisen im Amurlande und auf der Insel Sachalin, XII, 2. — Шмидт Ф. Б. (1874). Сахалинская флора. Тр. сибирск. эксп., II. — Юзепчук С. В. (1939). Род яблони — *Malus* Mill. Флора СССР, IX. — Asami Y. (1927). The crab-apples and nectarines of Japon. — Koidzumi G. (1934). Synopsis of the genus *Malus*. Acta phytotax. et geobot., III, 4. — Kudo Y. (1928). Über die Pflanzengeographie Nordjapans und der Insel Sachalin. Bot. Zeitschr., 76. — Nakai T. (1916). Flora sylvatica Koreana, IV. — Ohwi J. (1966). Flora of Japan. — Sugawara S. (1940). Illustrated flora of Saghalin, I—IV. — Yü Te-tsun a. Yen Chen-lung. (1956). Study on the Chinese species of genus *Malus*. Acta phytotax. Sinica, 2.

Всесоюзный институт
растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

(Получено 6 III 1973).

---

*УДК 582.675.1 (47)*

**В. В. Бочанцева**

## *THALICTRUM MINUS* L. S. LAT. ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

V. V. BOCZANTZEVA. *THALICTRUM MINUS* L. S. LAT. OF THE U. S. S. R. EUROPEAN PART

По исследованиям автора, *Thalictrum minus* L. s. lat. европейской части СССР включает четыре вида: *Th. minus* L. s. str., *Th. flexuosum* Bernh. ex Reichenb., *Th. kemense* Fries и *Th. macrophyllum* V. Bocz.

*Thalictrum minus* L. s. lat. очень широко распространен и чрезвычайно полиморфен. В силу этих причин его различные локальные расы, а иногда даже просто своеобразные экземпляры описывались в качестве самостоятельных видов; в Европе, Азии, Африке и Америке их известно несколько десятков. Мнение систематиков об этих единицах различно. Некоторые склонны часть из них считать особыми видами (Ledebour, 1841; Regel, 1861; Орлова, 1956; Миняев, 1957), другие — подвидами или разновидностями (Висюлина, 1953; Tutin, 1964), а третьи склоняются к тому, чтобы вообще их не разграничивать, отмечая только большой полиморфизм *Th. minus* L. s. lat. (Lecoyer, 1885; Невский, 1937).

Мною была предпринята попытка разобраться в расовом составе *Th. minus* L. s. lat. только европейской части СССР. Были изучены материалы гербариев Ботанического института АН СССР и кафедры высших растений Ленинградского университета, в том числе типы, проведены были и некоторые исследования в поле. Оказалось, что на территории европейской части СССР встречаются четыре расы, принадлежащие к *Th. minus* L. s. lat. Эти расы имеют известную географическую приуроченность и обладают некоторыми морфологическими особенностями. Однако проявления их своеобразия не очень отчетливы. Видимо, эти расы еще довольно молодые, их морфологическая и географическая дифференциации далеко еще не завершены; кроме того, есть основания полагать, что они часто гибридизируют между собой. Поэтому нередко очень трудно решить, к какой из четырех рас относятся те или иные довольно многочисленные экземпляры растений. Исходя из этого следует, по-видимому, рассматривать отмеченные четыре расы в качестве только еще формирующихся близких видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

**1.** Листочки относительно тонкие, трехлопастные, каждая лопасть с оттянутой верхушкой или лопасти двух-, трехзубчатые. Соцветие — облиственная, слаборазвитая, рыхлая метелка 5—10 см дл.

(редко соцветие более развито). Листочки листьев соцветия по форме подобны листочкам стеблевых листьев, но меньших размеров — округло-яйцевидные или обратнояйцевидные. Встречаются только на севере (от Кольского п-ова до Урала). . . 4. *Th. kemense* Fries.

\+ Листочки относительно тонкие или кожистые, трехлопастные или в верхней части с тремя крупными остротреугольными зубцами. Соцветие — облиственная или почти безлистная хорошо развитая пирамидальная или раскидистая метелка. Листочки верхних листьев соцветия отличаются по форме от листочков стеблевых листьев, преимущественно цельнокрайные, линейно-ланцетные, ланцетные, широколанцетные или листочки трехзубчатые. Встречаются как на севере, так и в других районах. . . . . . . . . . . . . . . .2.

2. Соцветие — сильно облиственная, раскидистая, рыхлая метелка, часто ветви соцветия отходят почти от середины стебля. Самые верхние листья соцветия простые, цельнокрайные, широколанцетные, реже линейно-ланцетные, 5—10 мм дл., 2—10 мм шир. или листья тройчатые с листочками примерно таких же размеров и формы. Плодоножки длинные 1—4 (5) см дл., располагаются группами по 2—7, редко плодоножки одиночные. Плодики растопыренные . . . . . . . . . . . . . . . .3. *Th. macrophyllum* V. Bocz.

\+ Соцветие — облиственная или почти безлистная пирамидальная метелка. Самые верхние листья соцветия простые, преимущественно цельнокрайные, ланцетные или линейно-ланцетные, реже трехзубчатые 2—10 (15) мм дл., 0.3—2 (5) мм шир., или листья тройчатые с листочками примерно таких же размеров и формы. Плодоножки более короткие, обычно одиночные, редко располагаются небольшими группами по 2—5. Плодики растопыренные или не растопыренные.

3. Листья резко уменьшающиеся в размерах по направлению к соцветию, незначительно отклоненные от стебля. Листочки кожистые с резко выступающими на нижней стороне жилками, обычно в верхней части с тремя крупными остротреугольными зубцами. Соцветие почти безлистное. Плодоножки 0.2—1.5 см дл. Плодики не растопыренные . . . . . . . . 2. *Th. flexuosum* Bernh. ex Reichenb.

\+ Листья более или менее постепенно уменьшающиеся в размерах по направлению к соцветию, значительно отклоненные от стебля. Листочки относительно тонкие или кожистые, обычно с менее резко выступающими на нижней стороне жилками, преимущественно трехлопастные. Соцветие облиственное. Плодоножки 0.5—2 (2.5) см дл. Плодики растопыренные . . . . . . . . . 1. *Th. minus* L. s. str.

1. *Th. minus* L. 1753, Sp. pl. 546; Bumbure, 1955, Latvijas PSR Fl. 2 : 280; Varep, 1956, Eesti NSV Fl. 2 : 99. — *Th. minus* L. subsp. *minus*; Tutin, 1964, Fl. Europ. 1 : 242. — *Th. mucronatum* Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 8. — *Th. majus* auct., non Crantz : Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 8, p. p. — *Th. elatum* auct., non Jacq. : Regel, 1861, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, 1 : 36, p. p. — *Th. minus* auct., non L. : Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 8, p. p.; Regel, 1861, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, 1 : 31, p. p.; Lecoyer, 1885, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 24 : 199, p. p.; Busch, 1902, Fl. cauc. crit. 3, 3 : 189, p. p.; Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 524, p. p.; Вульф, 1947, Фл. Крыма, 2, 1 : 204, p. p.; Висюлина, 1953, Фл. УРСР, 5 : 140, p. p.; Гейдеман, 1954, Опр. раст. Молд. ССР : 44, p. p.; Apalia, Lecavicius, 1961, Lietuvos TSR Fl. 3 : 439, p. p.; Маценко, 1964; в Маевский, Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 9 : 88, p. p.; Висюлина, 1965, Визн. росл. Укр. : 288, p. p.; Шалыт, 1972, Опр. высш. раст. Крыма : 173, p. p. — *Th. collinum* auct., non Wallr. : Малеев, 1949, Фл. БССР, 2 : 348, p. p. — *Th. kochii* auct., non Fries : Миняев, 1957, Фл. Ленингр. обл. 2 : 166. — *Th. minus* L. subsp. *majus* auct., non Crantz : Tutin, 1964, Fl. Europ. 1 : 242, p. p. — *Th. transsilvanicum* auct., non Schur : Чопик, 1972, в Ист. фл. раст. Евразии : 216.

Т и п: Habitat in Europae pratis (LINN, фото 713/12).



У с л о в и я  о б и т а н и я: хвойные, смешанные и широколиственные леса, лесные опушки и поляны, пойменные суходольные и остепненные луга, степи.

Р а с п р о с т р а н е н и е  в  е в р о п е й с к о й  ч а с т и  С С С Р: А.[1] (Аркт. Евр.); С. (Дв.-Печ.); П.; Ц. (Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Волж.-Дон.); З. (Карп., Днепр., Молд., Причерн.); В. (Нижн.-Дон., Заволж., Ниж.-Волж.); К.

О б щ е е  р а с п р о с т р а н е н и е: Кавказ, Зап. Сиб., Вост. Сиб., Ср. Азия, Сканд., Ср. Евр., Атл. Евр., Средиз., Центр. Азия (Джунгария).

2. *Th. flexuosum* Bernh. ex Reichenb. 1832, Fl. Germ. Excurs. 2 : 278.—*Th. minus* auct., non L. : Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 8, p. p.; Regel, 1861, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, 1 : 31, p. p.; Lecoyer, 1885, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 24 : 199, p. p.; Busch, 1902, Fl. cauc. crit. 3, 3 : 189, p. p.; Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 524, p. p.; Вульф, 1947, Фл. Крыма, 2, 1 : 204, p. p.; Висюлина, 1953, Фл. УРСР, 5 : 140, p. p.; Гейдеман, 1954, Опр. раст. Молд. ССР : 44, p. p.; Apalia, Lecavicius, 1961, Lietuvos TSR Fl. 3 : 439, p. p.; Маценко, 1964, в Маевский, Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 9 : 88, p. p.; Висюлина, 1965, Визн. росл. Укр. : 288, p. p.; Шалыт, 1972, Опр. высш. раст. Крыма : 173, p. p. — *Th. elatum* auct., non Jacq. : Regel,1861, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, 1 : 36, p. p. — *Th. collinum* auct., non Wallr. : Малеев, 1949, Фл. БССР, 2 : 348, p. p. — *Th. minus* L. subsp. *majus* auct., non Crantz : Tutin, 1964, Fl. Europ. 1 : 242, p.p.

Л е к т о т и п: Reichenbach, Fl. Germ. exicc. n° 690, Auf Wiesen am Elbufer (LE).

У с л о в и я  о б и т а н и я: лесные опушки, пойменные, суходольные и остепненные луга, степи, иногда каменистые склоны, рассыпи, выходы коренных пород.

Р а с п р о с т р а н е н и е  в  е в р о п е й с к о й  ч а с т и  С С С Р: Ц. (Верх.-Днепр., Волж.-Кам., Волж.-Дон.); З (Днепр., Молд., Причерн.); В. (Ниж.-Дон., Заволж., Ниж.-Волж.); К.

О б щ е е  р а с п р о с т р а н е н и е: Предкавказье, Ср. Азия (Зап. и Сев. Казахстан), Ср. Евр., средиз. (Албания, Югославия).

3. **Th. macrophylliym** V. Boczantzeva sp. nov. — *Th. kemense* auct. non Fries : Rupr. 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 2 : 17; Regel, 1861, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, 1 : 49, p. p.; Орлова, 1956, Фл. Мурман. обл. 2 : 292; Миняев, 1957, Фл. Ленингр. обл. 2 : 167. — *Th. majus* auct., non. Crantz : Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 8, p. p. — *Th. elatum* auct., non Jacq. Regel, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, 1 : 36, p. p. — *Th. minus* auct., non L. : Lecoyer, 1885, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 24 : 199, p. p.; Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 524, p. p.; Маценко, 1964, в Маевский, Фл. средн. полосы европ. части СССР, изд. 9 : 88, p. p. — *Th. minus* L. subsp. *kemense* auct., non Cajander : Петровский, 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 228, p. p. — Herba perennis glabra. Caulis erectus, 60—130 cm altus, regulariter foliosus. Folia tripinnata, patentia, foliolis magnis, 2—4 (5) cm longis, 1.5—3.5 (4) cm latis, orbiculari-ovatis vel obovatis, praecipue trilobatis. Inflorescentia paniculata, valde foliosa, diffusa laxa, ramis saepe a medio fere caulis abeuntibus, foliis supremis misplicibus, forma ac dimensione foliolis foliorum caulinorum non congruentibus, integerrimis, late lanceolatis, rarius lineari-lanceolatis, 5—20 mm longis, 2—10 mm latis vel ternatis, foliolis foliis simplicibus aequimagnis conformibusque. Pedicelli fructiferi 1—4 (5) cm longi, per 2—7 aggregati, rarius solitarii. Nuculae sat magnae, 3.5—5.5 mm longae (stigmate incluso), 1.5—1.8 mm latae, divaricatae.

Т у р u s: Regio Archangelsk, distr. Leschukonskij, 1.5 km supra p. Leschukonskoje, ad ripam sinistram fl. Vaschka, in declivitate abrupti,

[1] В статье приняты следующие сокращения районов распространения: А. — Арктика, С. — север, П. — Прибалтика, Ц. — центр, З. — запад, В. — восток, К. — Крым.

in junipereto, 9 VIII 1971, n° 773, E. V. Simaczeva (Herbarium Universitatis Leninopolitanae).

*A Thalictoro minore* L. sens. strict. glabritie totius plantae, foliolis pro more majoribus, inflorescentia paniculata valde foliosa diffusa laxa, foliis inflorescentiae supremis majoribus pro more late lanceolatis, pedicellis fructiferis longis praecipue aggregatis differt.

H a b i t a t i o: in silvis frondosis et mixtis, ad pratula et margines silvarum, in silvis et fruticetis inundatis, ad ripas lacuum et rivulorum, in pratis inundatis.

D i s t r i b u t i o: Fennia, Pars Europaea URSS (regiones boreales et boreali-orientales, a paeninsula Kolaënsi usque ad regiones transvolgenses), Caucasus, Sibiria Arctica, Sibiria occidentalis et orientalis, Asia Media (regiones boreali-orientales jugum Turkestanicum).

4. *Th. kemense* Fries, 1818, Fl. Halland. 1 : 94; ejusd. 1842, Nov. Fl. Suec., Mant. 3 : 48; Ledeb. 1841, Fl. Ross. 1, 1 : 13; Regel, 1861, Bull. Soc. Nat. Moscou, 34, 1 : 49, p. p. — *Th. flavum* L. β. *rotundifolium* Wahlenb. 1812, Fl. Lapp. : 153. — *Th. leptophyllum* F. Nyl. 1844, Spicil. Pl. Fenn. 2 : 8; Орлова, 1956, Фл. Мурман. обл. 3 : 292, in adnot.; Бочанцева, 1973, Бот. ж. 58, 7 : 1026. — *Th. friesii* Rupr. 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 2 : 17; Орлова, 1956, Фл. Мурман. обл. 3 : 294. — *Th. minus* L. var. *friesii* (Rupr.) Trautv. 1877, Pl. Sib. Bor. : 4. — *Th. minus* L. subsp. *kemense* (Fries) Cajander, 1906, in Mela, Suom. Kasv. ed. 5 : 256; Петровский, 1971, Аркт. фл. СССР, 6 : 228, p. p. — *Th. minus* L. var. *rotundifolium* (Wahlenb.) Hylander, 1945, Upps. Univers. Årsskrift, 7 : 164.— *Th. minus* L. subsp. *kemense* (Fries) Tutin, 1964, Feddes Repert. 69, 1 : 55; ejusd. 1964. Fl. Europ. 1 : 242. — *Th. minus* auct., non L. : Lecoyer, 1885, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 24 : 199, p. p.; Невский, 1937, Фл. СССР, 7 : 524, p. p.

**Т и п:** Fennia. Utsjoki socken vid Kanetskoski, 6 VIII 1802, Wahlenberg (UPS).

У с л о в и я о б и т а н и я: пойменные, реже материковые луга и кустарники, лесные опушки и поляны, в мелколесье, березовых и смешанных лесах, иногда на лесных гарях, открытых скалистых обнажениях и каменистых россыпях, на субальпийских и тундровых лугах.

Р а с п р о с т р а н е н и е в е в р о п е й с к о й ч а с т и С С С Р: А. (Аркт. Евр.); С. (Кар.-Мурм., Дв.-Печ.), Ц. (Волж.-Кам.).

О б щ е е р а с п р о с т р а н е н и е: Зап. Сиб., Вост. Сиб., Аркт. Сиб., Дальн. Восток, Ср. Азия (Тарбагатай), Сканд. (Сев. Финляндия), Центр. Азия (Джунгария, Сев. Монголия).

Ленинградский государственный университет.

(Получено 4 V 1973).

---

УДК 581.331.1 : 582.751.9

Н. П. Старшова и М. П. Солнцева

# К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR.

N. P. STARSHOVA AND M. P. SOLNTSEVA. TO THE CHARACTERISTIC OF THE EMBRYO SAC OF *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR.

У *Phellodendron amurense* Rupr. закладывается многоклеточный археспорий. Зародышевый мешок редуцированный и развивается в норме из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. Дифференцированный зародышевый мешок имеет обычное строение — восьмиядерный, семиклеточный, но морфология его элементов нередко отклоняется от нормы. К проявлениям этих отклонений относятся случаи сходства синергид с яйцеклетками, отсутствие четко выраженной полярности в зародышевом мешке вплоть до его инверсии, сильное разрастание и вакуолизация антипод. Положение центрального ядра в зрелом зародышевом мешке варьирует. При отсутствии опыления и оплодотворения зародышевый мешок долго сохраняет жизнеспособность. Наблюдается образование сложных зародышевых мешков, связанных в своем происхождении с многоклеточным археспорием. При неустойчивых погодных условиях процент сложных зародышевых мешков увеличивается. Дополнительные зародышевые мешки могут замещать основные, дегенерировавшие под влиянием низкой температуры воздуха.



Биологии бархата амурского посвящены многочисленные работы исследователей, изучавших его в процессе выращивания в различных географических зонах нашей страны и за рубежом. Вместе с тем эмбриология этого вида осталась до сих пор почти не изученной. Можно назвать лишь сводку Мауритцона (Mauritzon, 1935), в которой приводятся фрагментарные сведения, касающиеся эмбриологии *Ph. amurense*, *Ph. sachalinense* и *Ph. japonicum*. Интерес к эмбриологическому исследованию бархата амурского диктуется его реликтовым характером, принадлежностью его к сем. *Rutaceae*, в котором широко распространен апомиксис, и, в частности, адвентивная эмбриония, а также необходимостью составить более полное представление о семенном размножении этого вида, представляющего большую хозяйственную ценность.

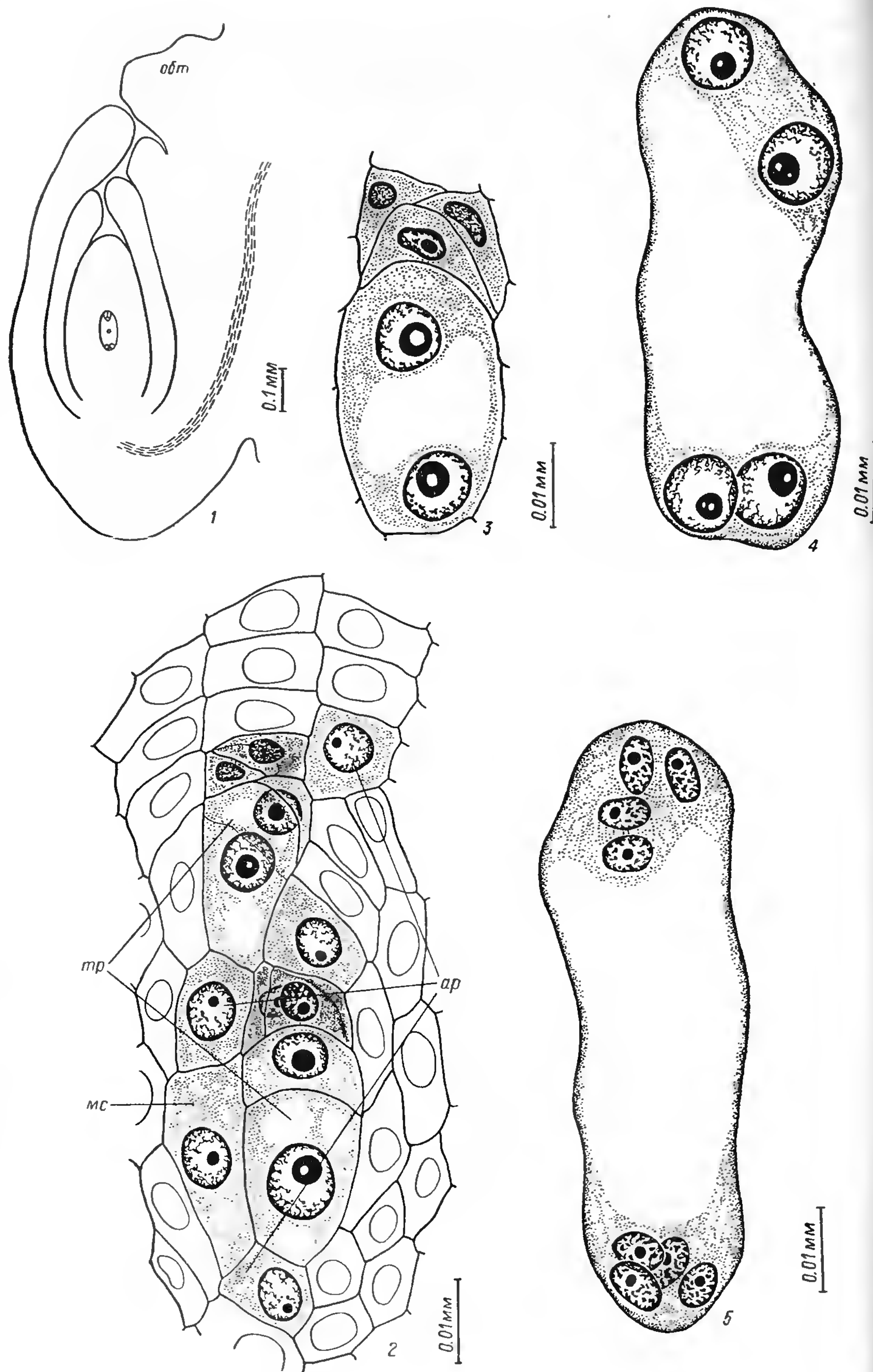
В данном сообщении приводятся результаты исследования зародышевого мешка *Phellodendron amurense*. Материал собирался в парковых насаждениях г. Ульяновска в 1969—1971 гг. Начиная с распускания генеративных почек и до раскрывания бутонов фиксация проводилась с интервалом в два дня. Затем фиксировались бутоны в разных фазах распускания и вполне распустившиеся женские цветки (бархат амурский — двудомное растение). В качестве фиксирующих смесей использовались хромацетоформол по Навашину и фиксатор Чемберлена. Дальнейшая обработка материала велась по общепринятой цитологической методике. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну с подкраской конго-рот и оранжем «ж» или гематоксилином по Эрлиху. Применялась также реакция Фёльгена с подкраской светлым зеленым и алциановым синим. Препараты изучались под микроскопом МБР-1, использовался рисовальный аппарат РА-4.

В синкарпной 5—6-гнездной завязи бархата амурского семяпочки имеют центрально-угловую плацентацию и расположены эпитропно. Семяпочки крассинуцеллятные, двупокровные, анатропные (табл. I, *1*).

В образовании микропиле принимают участие оба интегумента. В средней части семяпочек внутренний интегумент трехслойный, наружный — четырехслойный. В области микропиле оба интегумента становятся многослойными. У фуникулюса имеется обтуратор, который ко времени созревания зародышевого мешка нависает над микропиле (табл. I, *1*).

Женский археспорий многоклеточный, закладывается в последней декаде мая. Первые тетрады встречаются на препаратах бутонов, фиксированных за два-три дня до распускания. На табл. I, *2* виден сложный комплекс спорогенных клеток (Солнцева, 1965). В этом комплексе выделяются две тетрады, один мегаспороцит и три потенциальные клетки археспория. Тетрада в центральной части нуцеллуса имеет Т-образную форму, расположенная выше нее по форме ближе к билатеральной, что можно объяснить общими правилами клеточных делений (Романов, 1955). Когда в семяпочках у бархата амурского развивается одна тетрада, она всегда имеет Т-образную форму.

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Халазальная мегаспора разрастается, на обоих полюсах ее возникают вакуоли и образуется одноядерный зародышевый мешок (табл. I, *2*). Ядро, расположенное в центре клетки, делится, дочерние ядра расходятся к полюсам клетки, а в центре располагается одна крупная вакуоль. Так возникает двухъядерный зародышевый мешок (табл. I, *3*). В дальнейшем происходит рост клетки в длину, ядра на обоих полюсах клетки делятся и образуется четырехъядерный зародышевый мешок (табл. I, *4*). Наиболее интенсивный рост зародышевого мешка происходит после второго деления. Третье деление ядер зародышевого мешка происходит также синхронно, фигуры деления




0.01 мм

6а

6б

Таблица I

**Развитие зародышевого мешка и его типичная организация у *Phellodendron amurense* Rupr.**

*1* — схема семяпочки (*обт* — обтуратор); *2* — сложный комплекс спорогенных клеток в центральной части нуцеллуса семяпочки, состоящий из двух тетрад (*тр*) с развивающимися одноядерными зародышевыми мешками, одного мегаспороцита (*мс*) и трех потенциальных клеток археспория (*ар*); *3—5* — последовательные стадии развития зародышевого мешка; *6* — зрелый зародышевый мешок в фас (*а*) и в профиль (*б*).

каждой пары ядер на полюсах располагаются перпендикулярно друг другу (табл. I, *5*). Затем происходит клеткообразование и дифференциация элементов зародышевого мешка. Третье деление происходит в начале распускания цветка, когда между лепестками образуется небольшая щель, в которую виден участок рыльца. В семяпочках полураскрытых цветков зародышевые мешки восьмиядерные, но в них обычно еще не прошло клеткообразование, а в тех случаях, когда оно совершилось, отмечается дальнейшая дифференциация образовавшихся клеток. Процесс дифференциации клеток зародышевого мешка заканчивается в фазе полного распускания цветка.

Размеры зрелого зародышевого мешка незначительны в сравнении с размерами нуцеллуса (табл. I, *1*). По форме и размерам он близок к зародышевому мешку, описанному Мауритцоном (1935) у *Ph. sachalinense*.

Зародышевый мешок бархата амурского, готовый к оплодотворению, имеет вполне обычное для покрытосеменных строение (табл. I, *6*, *а*, *б*). При рассматривании его в профиль видно, что синергиды в базальной части расширены и занимают большую часть свода зародышевого мешка (табл. I, *6*, *б*). Крючкообразные выросты синергид более четко видны в фас (табл. I, *6*, *а*). Базальные концы синергид имеют светлую цитоплазму, сходную, вероятно, с описанным Мауритцоном (1935) синергидным колпачком у *Pilocarpus*. Их ядра находятся на уровне крючкообразных выростов, а апи-

кальные части синергид заняты крупными вакуолями. В начале дифференциации клеток яйцевого аппарата ядра синергид крупнее, чем у яйцеклетки, в зрелом же зародышевом мешке они одинакового размера.

В яйцеклетке ядро расположено в апикальной части клетки. В фас яйцеклетка имеет грушевидную форму, а в профиль заметно, что ее базальная часть расширена и имеет выступ, аналогичный крючкам синергид, при помощи которого яйцеклетка как бы «опирается» на центральную клетку. Яйцеклетка прикрепляется к стенке зародышевого мешка несколько ниже синергид и в профиль располагается сбоку по отношению к ним. Апикальный конец яйцеклетки находится несколько ниже апикального конца синергид и вдается внутрь центральной клетки.

Антиподы небольшие, чаще они имеют клиновидную форму, а иногда — близкую к ланцетно-ромбической.

При обработке реактивом Шиффа ядро центральной клетки всегда дает отрицательную реакцию, ядра яйцевого аппарата окрашиваются очень слабо. Антиподы обычно обнаруживают среднее окрашивание, но не редки случаи, когда их ядра также окрашиваются очень слабо.

В зрелом зародышевом мешке чаще встречается одно центральное ядро, реже обнаруживаются зародышевые мешки с полярными ядрами, находящимися в контакте. Проникновение пыльцевых трубок стимулирует слияние полярных ядер, и в момент оплодотворения в подавляющем большинстве случаев мы наблюдали центральное ядро. Число неоплодотворенных стареющих зародышевых мешков со слившимися и неслившимися полярными ядрами оказалось одинаковым (см. таблицу).

Состояние полярных ядер в центральной клетке зародышевого мешка

| Состояние зародышевого мешка | Всего исследовано зародышевых мешков | Абсолютное количество и процент зародышевых мешков с разным состоянием полярных ядер | |
|---|---|---|---|
| | | сближенные | слившиеся |
| Зрелый зародышевый мешок в неопыленных цветках | 49 (100%) | 16 (32.7%) | 33 (67.3%) |
| Зародышевый мешок в момент оплодотворения | 42 (100%) | 7 (16.7%) | 35 (83.3%) |
| Неоплодотворенный зародышевый мешок в опыленных цветках | 48 (100%) | 24 (50%) | 24 (50%) |

Положение ядра центральной клетки по отношению к полюсам варьирует. Оно может быть недалеко от антипод, в центре или близко от яйцевого аппарата. Когда центральное ядро находится вблизи антипод, здесь же концентрируется большая часть цитоплазмы и от центрального ядра идет длинный тяж цитоплазмы по направлению к яйцевому аппарату. В зрелых зародышевых мешках неопыленных цветков центральное ядро может располагаться как около яйцевого аппарата, так и в центре зародышевого мешка или же недалеко от антипод. В стареющих зародышевых мешках центральное ядро или неслившиеся полярные ядра с большим постоянством располагаются вблизи яйцевого аппарата, у самой «щели».

При отсутствии оплодотворения клетки зародышевого мешка долго сохраняют жизнеспособность. При опылении изолированных цветков через 8 суток с момента их распускания завязалось более 80% плодов (Старшова, 1972). На препаратах неоплодотворенных зародышевых мешков нет и признаков начавшейся дегенерации ядер даже через 12 дней. Это раздвигает во времени границы работ по скрещиванию и уменьшает зависимость опыления и оплодотворения от неблагоприятных факторов (Поддубная-Арнольди, 1964).

Двудомность, с одной стороны, полностью исключает автогамию и гейтоногамию, а с другой — создает пространственную изоляцию, затрудняющую вообще процесс опыления. Длительное сохранение жизнеспособности зародышевого мешка, по-видимому, является одним из приспособлений, при помощи которого облегчается опыление.



Нередко в морфологии клеток зародышевого мешка встречаются отклонения. В нескольких случаях на наших препаратах одна или обе синергиды были сходны с яйцеклеткой (табл. II, *2*). При этом третья клетка яйцевого аппарата дифференцируется как синергида или морфологически четко не дифференцирована. Иногда это сопровождается другими отклонениями: дегенерацией центрального ядра, разрастанием и вакуолизацией антипод.

Встречаются отклонения и в морфологии антипод: одна, две или все три антиподы значительно увеличиваются в размерах, вакуолизируются и принимают различную форму (табл. II, 1, *а—г*). Чаще всего разрастается одна антипода, гораздо реже — две или три. Ядра таких антипод всегда крупные, фельген-отрицательные, цитоплазма может быть мелковакуолизированной, а чаще содержит одну-две крупные вакуоли, занимающие различное положение в клетке. Такие антиподы встречаются как при нормальной организации прочих клеток зародышевого мешка, так и в сочетании с отклонениями в морфологии клеток яйцевого аппарата.

После первого-второго делений первичного ядра эндосперма разросшиеся антиподы уже не встречались. Зародышевые мешки с разросшимися антиподами составляли 13% от общего числа. В литературе отмечается, что из всех клеток зародышевого мешка антиподы являются наиболее изменчивыми (Поддубная-Арнольди, 1964; Гваладзе, 1966).

Корреляция в изменении формы антипод и клеток яйцевого аппарата выражалась следующим образом. Отсутствовала четкая полярность зародышевого мешка. Клетки микропилярного полюса были плохо дифференцированы и по форме ближе к антиподам. Антиподы, напротив, были увеличены и скорее напоминали яйцевой аппарат (табл. II, *3*). Далее мы наблюдали зародышевый мешок, в котором клетки обоих полюсов дифференцированы как яйцевые аппараты с уменьшенными яйцеклетками (табл. II, *4*).

Вероятно, между клетками зародышевого мешка проявляются отношения компенсационного характера, в которых обнаруживается эквипотенциальность его клеток (Герасимова-Навашина, 1954, 1957; Герасимова-Навашина и Батыгина, 1957, 1958).

Необходимо остановиться на случаях формирования сложных зародышевых мешков у бархата амурского. Образование сложных зародышевых мешков отмечено рядом авторов для растений с многоклеточным археспорием (Солнцева, 1957, 1965; Яковлев и Иоффе, 1957, 1961; Константинов, 1963; Крылова, 1968; Лизнев и Сухарева, 1968; Литвиненко, 1968, и др.).

В сем. *Rutaceae* возможность образования более чем одного зародышевого мешка показана для видов рода *Xanthoxylum* (Mauritzon, 1935).

У бархата амурского имеется предпосылка к возникновению сложных зародышевых мешков — образуется довольно сложный комплекс спорогенной ткани, в котором формируются две или большее число тетрад (табл. I, *2*). Сложные зародышевые мешки развиваются как из клеток одной тетрады, так и из разных тетрад.

Клетки центральной части нуцеллуса долго сохраняют меристематический характер и видны даже после окончательной дифференциации первого зародышевого мешка. Это создает возможность образования дополнительных зародышевых мешков на более поздних стадиях. На табл. III (*3* и *4*) мы видим начальные стадии развития дополнительных зародышевых мешков. Они могут достигать стадии окончательной дифференциации, но значительная их часть дегенерирует в недоразвитом состоянии. При этом более двух нормально развитых зародышевых мешков в составе одного сложного нам не приходилось наблюдать, тогда как двух-четырехъядерные встречаются в числе трех-четырех и более.

Один из авторов (Солнцева 1965) отметила у земляники сохранение самостоятельности зародышевых мешков в составе одного сложного гамето-

фита, и лишь антиподы обычно лежат вместе. У бархата амурского мы наблюдали разную степень слияния зародышевых мешков.

Зародышевые мешки могут быть вполне обособлены друг от друга: яйцевые аппараты лежат отдельно, четко видны границы центральных клеток, принадлежность антипод к определенному зародышевому мешку

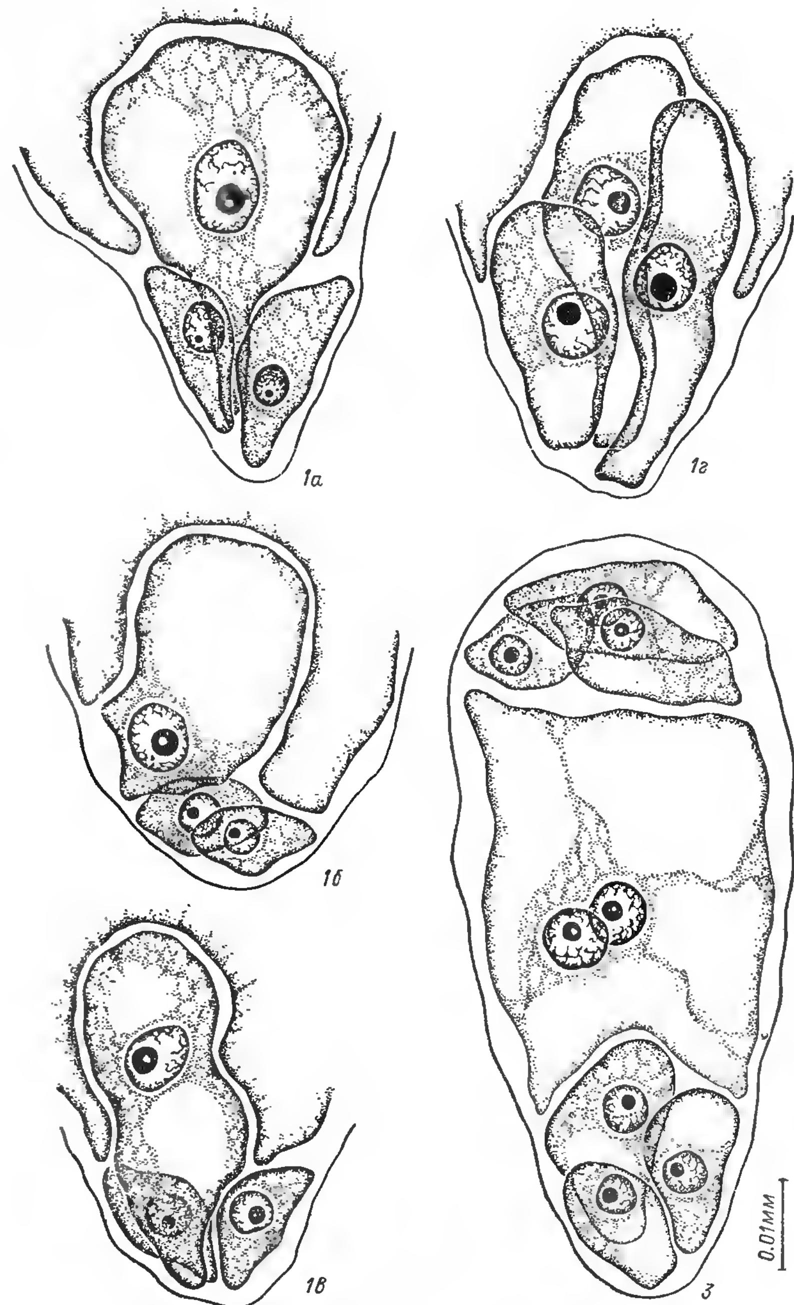



Таблица II
Отклонения от типичной организации зародышевого мешка *Phellodendron amurense* Rupr.

1 — разрастание и вакуолизация одной (*а*, *б*, *в*) и трех (*г*) антипод; 2 — зародышевый мешок, в котором две клетки яйцевого аппарата дифференцированы как яйцеклетки; 3 — зародышевый мешок, в котором отсутствует четкая полярность; 4 — зародышевый мешок с двумя яйцевыми аппаратами.

также сравнительно легко определить. На табл. III, *5* показан такого рода



сложный зародышевый мешок, состоящий из двух простых. В одном из них произошло оплодотворение: видны зигота и два ядра эндосперма. Второй зародышевый мешок имеет вид стареющего: клетки его сильно вакуолизированы, апикальный конец яйцеклетки глубоко внедряется в центральную клетку.

В других случаях на микропилярном полюсе образуется один яйцевой аппарат, состоящий из шести клеток; при этом нередко три из них дифференцируются как яйцеклетки. Все антиподы лежат вместе. Границы цент-

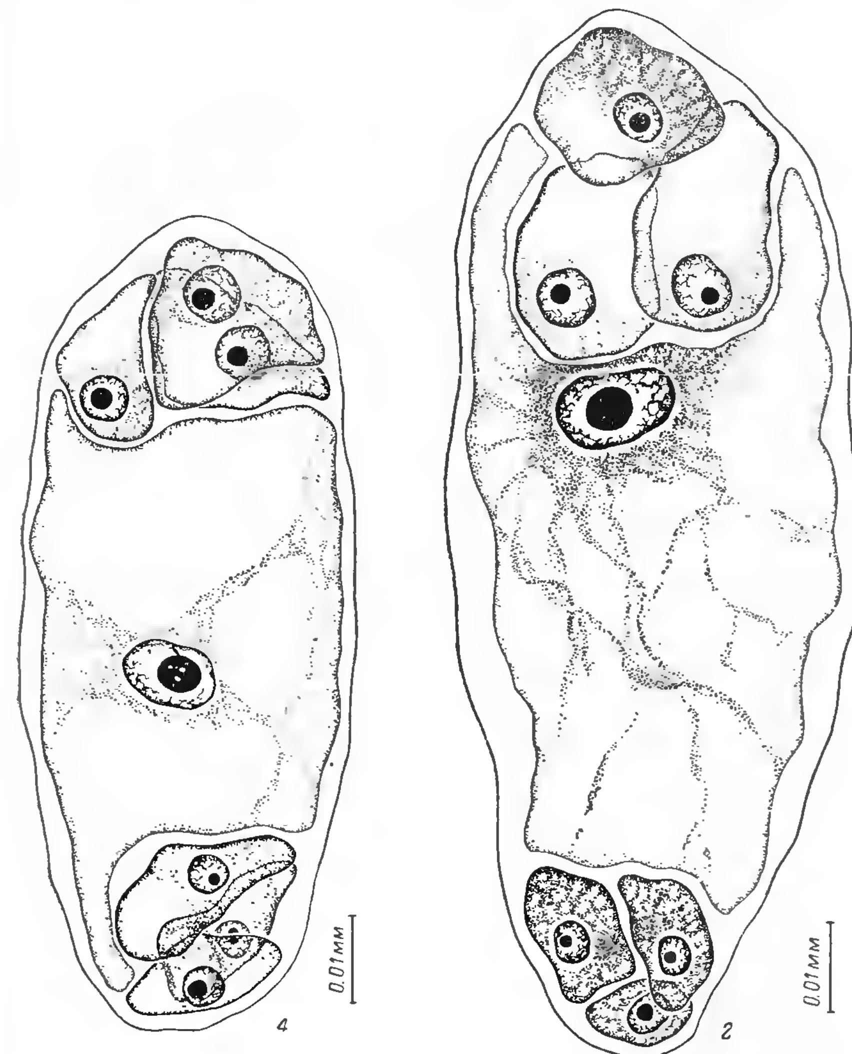



Таблица II (*продолжение*).

ральных клеток трудно определить, но их полярные или центральные ядра были обособлены.

Встретился единственный случай полного слияния двух зародышевых мешков, когда четыре полярных ядра лежали в одном тяже цитоплазмы близко друг к другу, а клетки обоих полюсов образовали шестиклеточные комплексы.

Картины оплодотворения обоих зародышевых мешков относились к тем случаям, когда яйцевые аппараты формировали единый комплекс. Таким образом, полиэмбриония у бархата амурского, по классификации М. С. Яковлева (1957), относится к полигаметофитному типу. Процент ее незначителен, так как лишь немногие сложные зародышевые мешки достигают зрелого состояния.

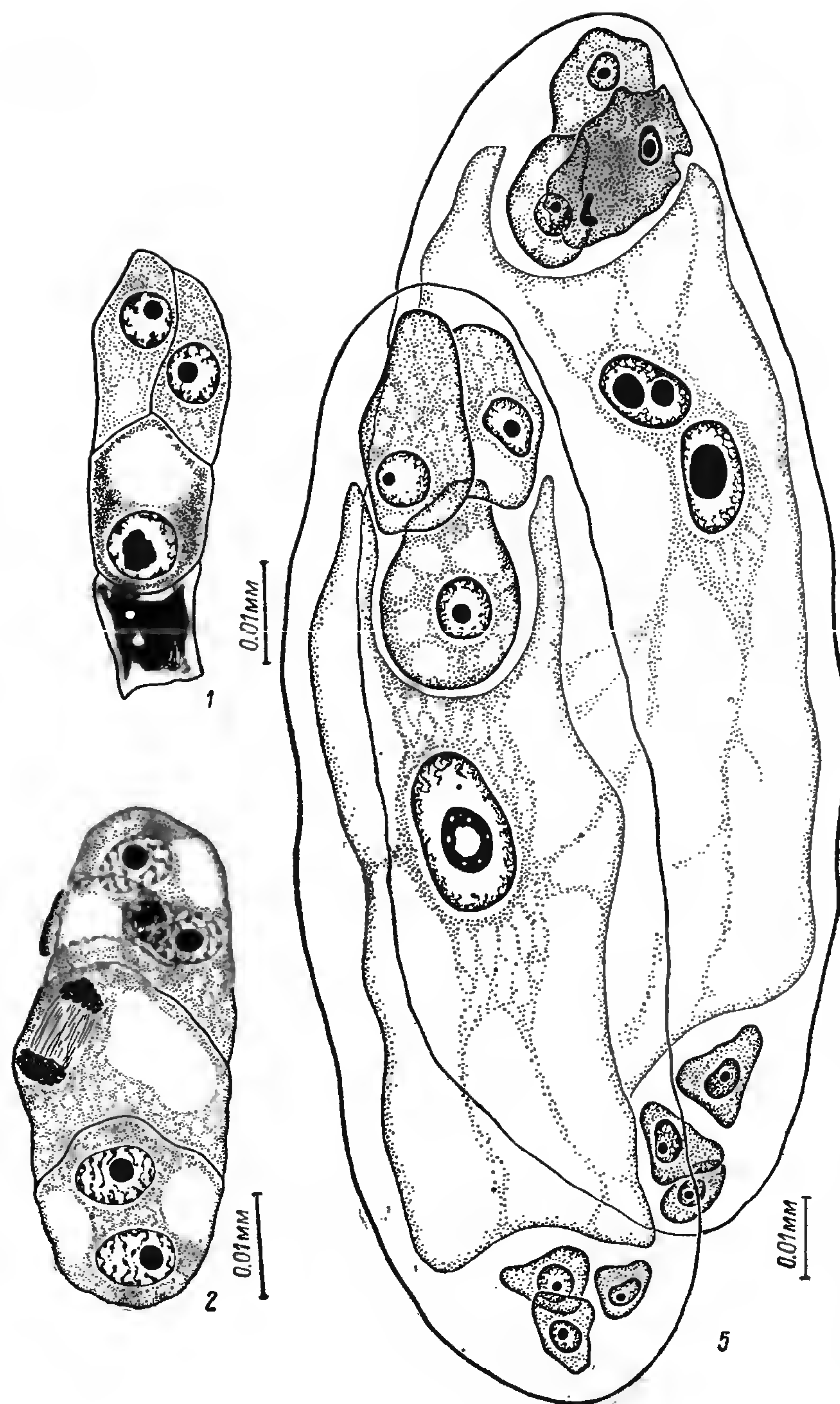



Таблица III
Образование комплексов зародышевых мешков у *Phellodendron amurense* Rupr.

*1* — тетрада, в которой дегенерировала халазальная мегаспора и одноядерный зародышевый мешок, развившийся из субхалазальной мегаспоры, а две микропилярные мегаспоры начинают разрастаться и вакуолизироваться; *2* — развитие всех четырех мегаспор тетрады в зародышевые мешки; *3* — зрелый основной зародышевый мешок и анафаза второго деления в дополнительном зародышевом мешке; *4* — основной зародышевый мешок, у которого не закончилась дифференциация, и четырехъядерный дополнительный зародышевый мешок; *5* — комплекс из двух нормально развитых зародышевых мешков; в одном из них произошло оплодотворение и образовались два ядра эндосперма.



Ряд авторов отмечает, что неустойчивые погодные условия способствуют увеличению встречаемости сложных зародышевых мешков. Наши наблюдения также подтверждают наличие этой связи.

Наиболее резкая разница в среднесуточной температуре в период цветения бархата амурского была между 1969 и 1971 годами (13.6° и 17.9°). Несмотря на это, в обоих случаях процент семяпочек со сложными зародышевыми мешками был одинаков и составлял 3.2%. 1970 год по среднесуточной температуре в период цветения был близок к 1971 году (16° — в 1970 г. и 17.9° — в 1971 г.), но количество сложных зародышевых мешков в 1970 г.

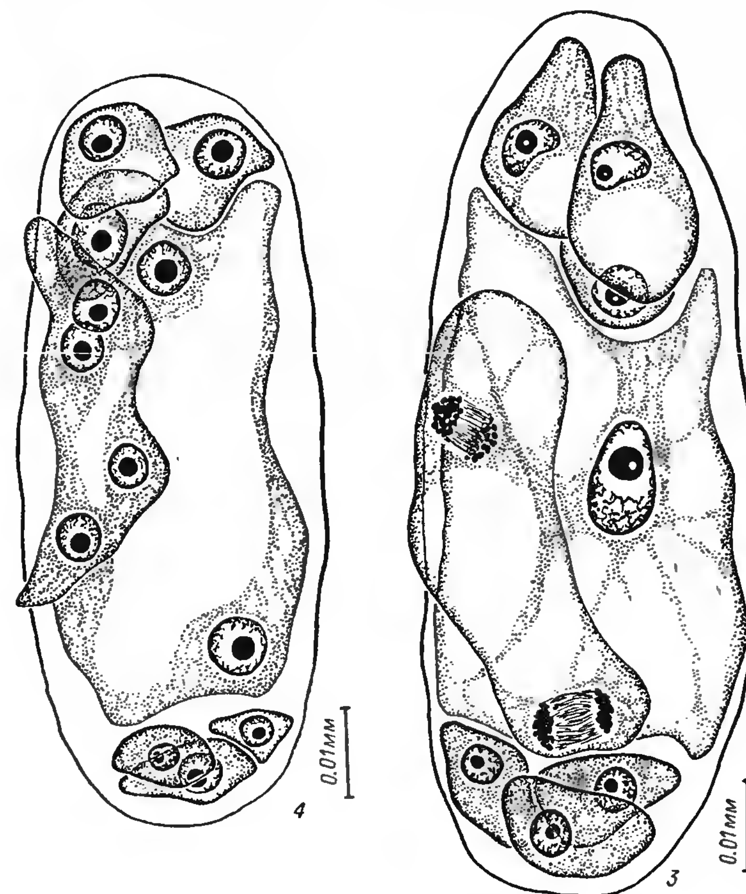



Таблица III (*продолжение*).

достигло 20%. Здесь, очевидно, сказалась не абсолютная температура, а резкие ее колебания в ходе цветения. В 1970 году через два дня после начала цветения, когда процент распустившихся цветков был еще незначительным, температура воздуха резко упала. 8—10 июня минимальная температура ночью составляла 2—5°, а днем поднималась лишь до 10—13°. Распускание цветков приостановилось. 11—12 июня снова потеплело: дневной максимум достигал 25°, а ночной минимум —12°. 12 июня мы начали темпоральные фиксации. В материале, фиксированном через 6—8 часов после опыления, обнаружилось, что зрелые зародышевые мешки отсутствуют, хотя опылялись вполне распустившиеся цветки. Более 70% семяпочек содержали одно-четырехъядерные зародышевые мешки или даже тетрады. Между тем пыльцевые зерна на рыльцах прорастали, но проникновения пыльцевых трубок в зародышевые мешки не наблюдалось. Вероятно, под воздействием низких температур нарушилась согласованность темпов дифференциации эмбриональных структур и процесса распуска-

ния женского цветка. Как мы уже отмечали, в семяпочках распустившихся цветков в нормальных условиях имеется зрелый зародышевый мешок.

При последующих фиксациях наблюдались картины дегенерации одно- четырехъядерных зародышевых мешков, развившихся из халазальной мегаспоры, и разрастания вышележащих мегаспор одной тетрады (табл. III, 2): две были в телофазе первого деления, одна — в анафазе первого деления, из одной образовался уже дегенерирующий зародышевый мешок. Очень часто зародышевые мешки были однополюсными.

В дальнейшем один или два зародышевых мешка занимают доминирующее положение. Рядом с восьмиядерными ценоцитами и зрелыми зародышевыми мешками в это время встречаются дегенерирующие двухъядерные и четырехъядерные. Часто характер дегенерирующих структур определить трудно.

Как показывают приведенные данные, развитие дополнительных зародышевых мешков экологически целесообразно. В 1970 г. по своему функциональному значению они были замещающими, компенсируя процесс дегенерации первоначальных структур. В связи с этим резкое похолодание не сказалось на завязывании плодов. Опыление цветков с семяпочками, в которых имелись замещающие зародышевые мешки, было обеспечено, так как мужские деревья цветут дольше, чем женские. Такие зародышевые мешки могут быть оплодотворены. Как отмечает А. В. Константинов (1963) для яблони, возможность образования дополнительных зародышевых мешков увеличивает период функциональной активности семяпочек и при неблагоприятных погодных условиях повышает урожай.

ЛИТЕРАТУРА

Г в а л а д з е Г. Е. (1966). К вопросу структуры и функции клеток и ядер зародышевого мешка. Сообщ. АН ГрузССР, 43, 3. — Г е р а с и м о в а - Н а в а ш и н а Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение. Автореф. докт. дисс. — Г е р а с и м о в а - Н а в а ш и н а Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. ж., 42, 11. — Г е р а с и м о в а - Н а в а ш и н а Е. Н. и Т. Б. Б а т ы г и н а. (1957). Некоторые дополнительные данные о половом аппарате и процессе двойного оплодотворения у покрытосеменных (на примере *Scilla sibirica* Andrews). II совещание эмбриологов СССР. Тез. докл. — Г е р а с и м о в а - Н а в а ш и н а Е. Н. и Т. Б. Б а т ы г и н а. (1958). Процесс оплодотворения у *Scilla sibirica* Andr. Бот. ж., 43, 7. — К о н с т а н т и н о в А. В. (1963). О причинах изменчивости цитоэмбриологических процессов у некоторых культурных растений. IV совещание эмбриологов СССР. Тез. докл. — К р ы л о в а В. В. (1968). Исследование женского гаметофита некоторых сортов яблони. Матер. Всес. симпоз. по эмбриол. раст., Киев. — Л и з н е в В. П., В. Б. С у х а р е в а. (1968). Исследование некоторых эмбриологических процессов у мелкоплодных сортов яблони. Матер. Всес. симпоз. по эмбриол. раст., Киев. — Л и т в и н е н к о С. П. (1968). Макроспорогенез и особенности формирования женского гаметофита у костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.). Матер. Всес. симпоз. по эмбриол. раст., Киев. — П о д д у б н а я - А р н о л ь д и В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Р о м а н о в И. Д. (1955). Опыт причинного анализа форм тетрад макроспор. IV Совещание эмбриологов СССР (в Ленинграде). Тез. докл. — С о л н ц е в а М. П. (1957). Особенности строения зародышевого мешка *Fragaria grandiflora* и явление полиэмбрионии. ДАН СССР, 116, 5. — С о л н ц е в а М. П. (1965). О развитии многоклеточного археспория у земляники. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — С т а р ш о в а Н. П. (1972). К антэкологии *Phellodendron amurense* Rupr. в Среднем Поволжье. I. Экология цветения. Бот. ж., 57, 11. — Я к о в л е в М. С. (1957). Основные типы полиэмбрионии у высших растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Я к о в л е в М. С. и М. Д. И о ф ф е. (1957). Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* L. Бот. ж., 42, 10. — Я к о в л е в М. С. и М. Д. И о ф ф е. (1961). Дальнейшее изучение нового типа эмбриогенеза покрытосеменных. Бот. ж., 46, 10. — M a u r i t z o n J. (1935). Über die Embryologie der Familie *Rutaceae*. Svensk. Bot. Tidskr., 29, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Ульяновский государственный
педагогический институт.

(Получено 12 VI 1973).



УДК 529.1+«32»]581.132 : 53 (571.651.8)

**Т. В. Герасименко и О. В. Заленский**

# СУТОЧНАЯ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФОТОСИНТЕЗА У РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

T. V. G E R A S I M E N K O AND O. V. Z A L E N S K Y. DIURNAL AND SEASONAL DYNAMICS OF PHOTOSYNTHESIS IN PLANTS OF WRANGEL ISLAND

У растений о. Врангеля описаны суточные и сезонные изменения фотосинтеза и влияние факторов внешней среды на их ассимиляционную деятельность. Показано, что суточная и сезонная динамика фотосинтеза во многом зависит от колебаний освещенности и температуры. Наибольшие ассимиляционные способности растения о. Врангеля проявляют в фазу цветения, а раннецветущие виды — в фазу плодоношения, когда наблюдается наиболее благоприятное сочетание внешних условий. В работе также приводятся максимальные интенсивности фотосинтеза исследованных растений о. Врангеля.

Среди задач, стоящих перед экологической физиологией, важное место занимают исследования фотосинтеза в сравнительно географическом плане. В настоящее время собран значительный материал по фотосинтезу и дыханию растений высокогорий, пустынь, степей и других природных зон (Заленский, 1949, 1961; Pisek, 1960; Tranquillini, 1964; Глаголева и Филиппова, 1965; Семихатова, 1965; Вознесенский и др., 1970; Захарьянц и др., 1971; Горышина, 1971, и др.). Однако сравнительный анализ ассимиляционной деятельности растений разных зон пока затруднен из-за недостаточной изученности фотосинтеза в тундровой зоне, особенно в северных ее пределах — в подзоне арктических тундр.

Изучение фотосинтеза в Арктике представляет огромный интерес, поскольку ассимиляция там осуществляется растениями в своеобразных экологических условиях (короткий вегетационный период, низкие температуры, круглосуточное освещение). Результаты таких исследований позволяют изучить закономерности накопления и использования растениями органических веществ в крайних условиях существования, а также выяснить потенциальные возможности их фотосинтеза.

Фотосинтез арктических растений начал привлекать внимание исследователей еще с конца прошлого века (Kjellman, 1883; Curtel, 1890). С тех пор немало было сделано, чтобы изучить особенности ассимиляционной деятельности растений Крайнего Севера. Данные, посвященные этому вопросу, содержатся в ряде работ (Müller, 1928; Костычев и др., 1930; Кислякова, 1960), а также в обзорах (Schimper, Faber, 1935; Pisek, 1960). История исследований фотосинтеза в Арктике и основные их результаты описаны в работе Б. А. Тихомирова (1963). Последний подробный обзор был сделан В. М. Швецовой (1971). Все названные авторы указывают, что, несмотря на значительное число исследований, в настоящее время можно наметить лишь самые общие закономерности ассимиляционной деятельности растений Крайнего Севера. В частности, суточные и сезонные изменения фотосинтеза изучены на ограниченном числе видов, до сих пор мало данных о максимальных величинах фотосинтеза. Сведения такого рода для растений подзоны арктических тундр отсутствуют вообще.

В настоящей работе рассматриваются суточные и сезонные изменения фотосинтеза при естественных колебаниях освещенности и температуры, а также приводятся данные о максимальных интенсивностях фотосинтеза растений о. Врангеля.

## Природные условия и объекты исследования

Наши исследования проводились на о. Врангеля, в районе бухты Роджерс (70° с. ш., 178° з. д.) летом 1971—1972 гг. Наиболее подробной публикацией о почвенно-растительном покрове острова является работа Б. Н. Городкова, который включал о. Врангеля в подзону арктических пу-

стынь (1958). В последнее время о. Врангеля относят к подзоне арктических тундр (Петровский, 1967; Александрова, 1971).

Климатические условия о. Врангеля, постоянно окруженного льдами, весьма суровы: в течение лета отмечаются чрезвычайно низкие температуры (средняя июня 0.4°, июля 2.4°, августа 1.9°). В климатологическом исследовании О. А. Дроздова и Э. И. Гирской (1970) вычислены корреляционные коэффициенты между температурой различных районов Арктики. Судя по этим данным, о. Врангеля имеет в летнее время температурные условия, близкие к условиям Шпицбергена, северного острова Новой Земли и мыса Барроу на Аляске. На о. Врангеля преобладает облачная, туманная погода. Так, например, летом 1971 г. число пасмурных дней составляло: в июне — 14, в июле 22 и в августе 22, что близко к многолетней норме. В 1972 г. число пасмурных дней было несколько бóльшим. Максимальная интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР) в облачную погоду составляет, по нашим данным, всего 0.07 кал/см$^2$·мин., а освещенность не превышает 14 тыс. люкс. В редкие ясные дни наибольшие значения ФАР, приходящейся на перпендикулярную поверхность, составляют 0.38—0.46 кал/см$^2$·мин., а освещенность достигает 92—98 тыс. люкс. Если учесть небольшую высоту стояния солнца в Арктике, то фактически поверхность тундры получает еще меньшие количества ФАР. При этом важное значение имеет экспозиция склонов и уклон поверхности. В облачную погоду температура листьев изменяется ночью: от 0 до 3°; днем: от 4 до 8°. В дневные часы ясных дней температура листьев может быть весьма высокой (до 17—22°), а поверхность почвы нагревается иногда до 24—30°. Таким образом, даже в суровых условиях о. Врангеля в дневные часы некоторых ясных и теплых дней могут складываться достаточно благоприятные температурные и радиационные условия.

Гористый по преимуществу рельеф о. Врангеля влияет на распределение растительности. Район бухты Роджерс низкогорный, с невысокими горными грядами (до 200 м над ур. м.) и широкими долинами. На склонах гор преобладают пятнистые щебнистые и глинисто-щебнистые кустарничково-разнотравные тундры с господством *Salix phlebophylla* и *Dryas punctata*.[1] У подножий невысоких сопок очень обычны ивнячково-осоково-моховые тундры, в которых ведущая роль принадлежит *Salix reptans* и *Carex lugens*. На пологих склонах и уступах террас в местах с достаточным увлажнением встречаются осоково-моховые тундры с доминирующей в покрове *C. lugens*, а также пушицево-моховые тундры с господством *Eriophorum angustifolium*. Растения о. Врангеля вегетируют 2—2.5 месяца.

Флора острова насчитывает по последним данным 312 видов высших растений (Петровский, 1973). Для изучения фотосинтеза было выбрано 22 вида покрытосемянных растений, большинство которых широко распространены и постоянно встречаются в фитоценозах о. Врангеля. Список исследованных видов растений приведен в табл. 1. Фотосинтез измерялся на сухом участке пятнистой щебнистой тундры, занятой кустарничково-разнотравными сообществами, а также на влажном участке глинисто-щебнистой тундры, покрытой разнотравно-осоковой растительностью. На каждом участке велись фенологические наблюдения.

## Методика

Для определения фотосинтеза использован радиометрический метод (Вознесенский и др., 1965) и кондуктометрический метод (Вознесенский, 1971). Измерения радиометрическим методом проводилось при насыщающих концентрациях углекислоты (0.3—1%), что позволяет определить потенциальную интенсивность фотосинтеза. Этот показатель характеризует изменения ассимиляции в зависимости от освещенности и температуры при устранении одного ограничивающего фактора — недостатка углекис-

[1] Названия видов даны, в основном, по «Арктической флоре СССР».



ТАБЛИЦА 1

Максимальные потенциальные интенсивности фотосинтеза у растений о. Врангеля

| Семейство | Вид | Освещенность (в тыс. люкс) | Температура, (в °С) | Потенциальная интенсивность фотосинтеза | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | мг $CO_2$ / г сух. веса · час | мг $CO_2$ / дм$^2$ · час | мг $CO_2$ / г сыр. веса · час |
| *Gramineae* | *Alopecurus alpinus* Smith | 30 | 23 | 85 | 49 | 21 |
| | *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal. | 69 | 23 | 88 | 57 | 27 |
| *Cyperaceae* | *Carex lugens* Holm | 57 | 21 | 66 | 43 | 24 |
| | *Eriophorum callitrix* Cham. | 30 | 15—33 | 56 | 56 | 14 |
| *Juncaceae* | *Luzula nivalis* (Laest.) Beurl. | 46 | 18 | 48 | 41 | 12 |
| *Salicaceae* | *Salix glauca* L. | 75 | 21 | 74 | 47 | 18 |
| | *S. phlebophylla* Anderss. | 70 | 20 | 56 | 46 | 22 |
| *Polygonaceae* | *Oxyria digyna* (L.) Hill | 60 | 24 | 109 | 69 | 13 |
| | *Rumex arcticus* Trautv. | 72 | 26 | 121 | 68 | 16 |
| *Portulacaceae* | *Claytonia arctica* Adams | 64 | 25 | 105 | 53 | 11 |
| *Ranunculaceae* | *Caltha arctica* R. Br. | 72 | 26 | 182 | 98 | 29 |
| | *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge | 90 | 25 | 74 | 46 | 14 |
| *Crassulaceae* | *Rhodiola borealis* Boriss. | 96 | 18 | 132 | 73 | 16 |
| *Saxifragaceae* | *Saxifraga hirculus* L. | 30—84 | 23 | 57 | 37 | 9 |
| *Rosaceae* | *Dryas punctata* Juz. | 72 | 20 | 33 | 38 | 13 |
| | *Potentilla hyparctica* Malté | 54 | 20 | 72 | 85 | 21 |
| *Leguminosae* | *Astragalus umbellatus* Bunge | 60 | 23 | 140 | 70 | 32 |
| | *Oxytropis tschuktschorum* Jurtz. | 30 | 15—33 | 56 | 56 | 18 |
| *Scrophulariaceae* | *Lagotis minor* (Willd.) Standl. | 97 | 26 | 114 | 100 | 19 |
| *Compositae* | *Artemisia furcata* M. B. | 90 | 20 | 88 | 108 | 24 |
| | *Nardosmia frigida* (L.) Hook. | 68 | 24 | 101 | 68 | 21 |
| | *Saussurea tilesii* Ledeb. | 82 | 23 | 153 | 154 | 26 |

лоты. Кондуктометрический метод дает возможность измерить интенсивность видимого фотосинтеза и, таким образом, оценить ассимиляцию растений при естественной напряженности всех факторов.

Бо́льшая часть измерений была сделана радиометрическим методом. Для каждого вида получено 3—4 кривых суточных хода потенциальной интенсивности фотосинтеза, относящихся к разным срокам вегетационного периода. Интервалы между последовательными измерениями фотосинтеза в исследованиях суточной динамики фотосинтеза составляли 3 часа. У некоторых видов фотосинтез определялся двумя методами на параллельных пробах. Это позволило установить суточный ход как потенциальной, так и видимой интенсивности фотосинтеза одного и того же вида. Исследования фотосинтеза сопровождались микроклиматическими наблюдениями, а также измерениями ФАР[1] и освещенности на поверхности растительного покрова и в опытной камере. При измерениях фотосинтеза камера устанавливалась перпендикулярно солнечным лучам. Для устранения перегрева листьев она была снабжена фильтром СЗС-14. Температура воздуха внутри камеры контролировалась специальным термометром. В ряде опытов в камере измерялась и температура листьев с помощью микроэлектротермометра. Следует отметить, что температура листьев в замкнутой камере была несколько выше, чем в естественных условиях. Наибольшая разница между температурой листьев в камере и в естественных условиях обитания отмечалась в полуденное время при ясной ветренной погоде (5—7°); в облачные дни температура в опытной камере практически совпадала с температурой листьев в природной обстановке.

Световые кривые получены с помощью камеры-клина, снабженной набором нейтральных светофильтров, что позволяло создать различную освещенность. Внутри камеры был установлен вентилятор для выравнивания температуры и концентрации углекислоты в разных ее частях.

Проведенное нами определение соотношения сухого и сырого веса с площадью листа исследуемых растений позволило представить интенсивности фотосинтеза не только в мг $CO_2$ на 1 г сухого и сырого вещества, но и на 1 дм$^2$ поверхности в час.

## Результаты исследований

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у исследованных растений о. Врангеля значительно меняется в течение суток (рис. 1). Интенсивность фотосинтеза, как правило, достигает максимума в утренние и полуденные часы, когда отмечаются наибольшие дневные значения освещенности и температуры. Во второй половине дня интенсивность фотосинтеза уменьшается, достигая наименьших значений в полночь. Динамика потенциальной интенсивности фотосинтеза в течение суток коррелирует в большинстве случаев с изменениями освещенности и температуры (рис. 1). Следует отметить, что суточные колебания температуры в основном повторяют суточный ход освещенности. Форма кривой суточных изменений фотосинтеза определяется главным образом типом погоды. В дни со сплошной облачностью и туманом кривая его суточных изменений имеет куполообразную форму (рис. 1, *4*). В дни с переменной облачностью суточные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза имеют вид одно-, двухвершинной кривой с резкими подъемами интенсивности фотосинтеза в наиболее освещенные часы суток (рис. 1, *2в*, *3а*). Очевидно, что при неустойчивой погоде могут наблюдаться резкие колебания интенсивности фотосинтеза, а кривая суточных изменений будет иметь несколько максимумов.

При ясной погоде обращает на себя внимание различный характер дневных изменений фотосинтеза у видов с разной степенью светолюбия. По характеру суточных изменений фотосинтеза все исследованные нами растения можно условно разделить на 2 группы.

[1] ФАР измерялась с помощью фитопиранометра конструкции Б. П. Козырева.



У первой группы видов динамика потенциальной интенсивности фотосинтеза в течение суток повторяет изменения освещенности, а дневной максимум приурочен к самым освещенным часам суток (рис. 1, *3а*, *3б*). Видимо, потенциальная интенсивность фотосинтеза этих видов в естественных условиях не насыщается светом. Действительно, оказалось, что световые

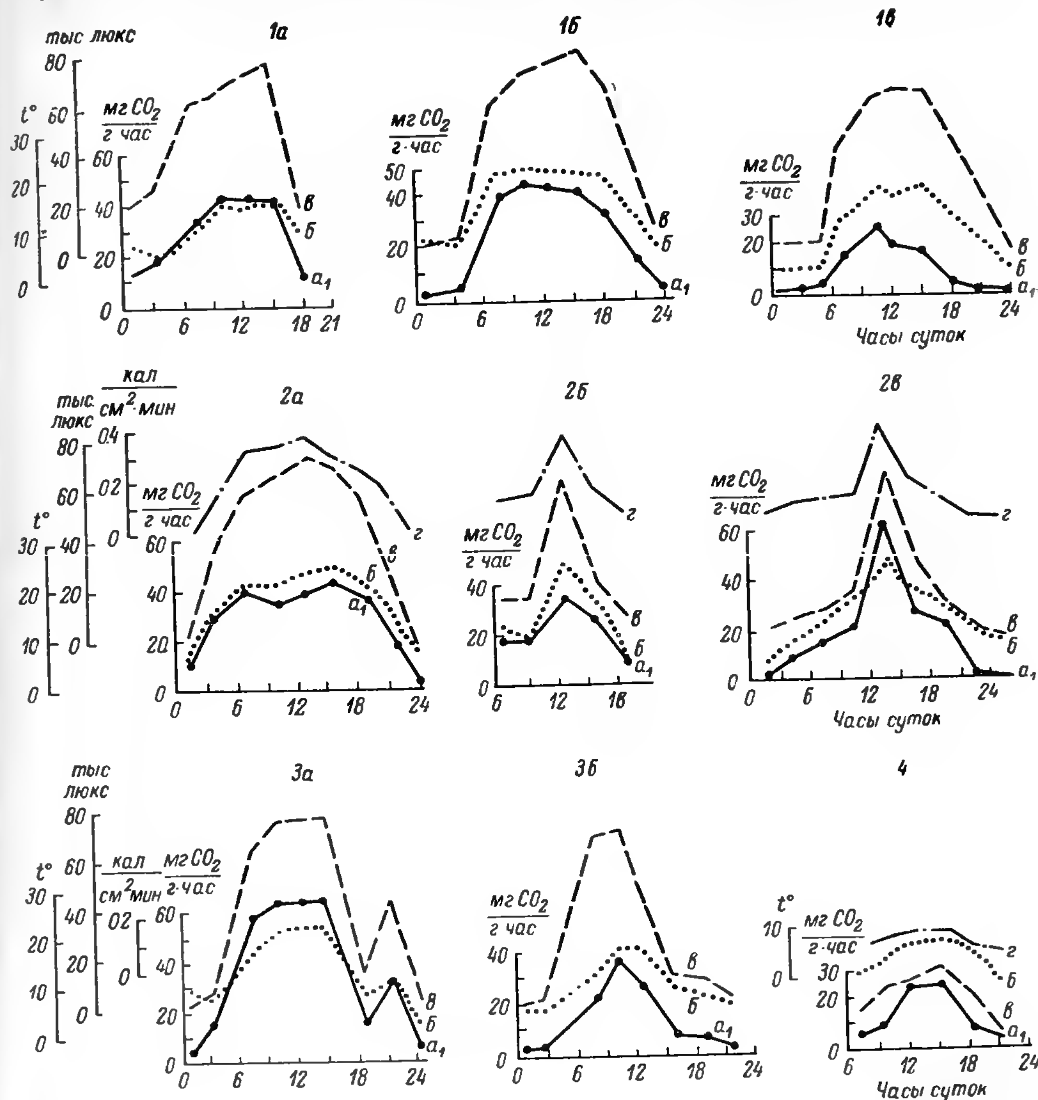



Рис. 1. Суточные и сезонные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза у некоторых растений о. Врангеля.

$a_1$ — потенциальная интенсивность фотосинтеза (в расчете на сухой вес); *б* — температура воздуха в камере; *в* — освещенность; *г* — интенсивность ФАР; *1* — *Claytonia arctica*, 1971 г.; *1а* — 30 VI, цветение; *1б* — 25 VII, плодоношение; *1в* — 23 VIII, осенняя вегетация; *2* — *Eriophorum callitrix*, 1972 г.; *2а* — 1 VII, цветение; *2б* — 2 VIII, плодоношение; *2в* — 4 VIII, плодоношение; *3* — *Rhodiola borealis*, 1971 г.; *3а* — 5 VII, плодоношение; *3б* — 2 VIII, осыпание семян; *4* — *Saussurea tilesii*, 1972 г., 17 VIII, отцветание — плодоношение.

кривые данных видов не имеют плато насыщения даже при максимальной в условиях о. Врангеля освещенности — 98 тыс. люкс (рис. 2, *1*, *2*, *3*).

Анализ суточного хода фотосинтеза другой группы видов показывает, что у них дневной максимум его потенциальной интенсивности наступает при освещенности меньшей, чем наибольшая дневная, и в последующие часы, несмотря на ее дальнейшее увеличение, интенсивность фотосинтеза либо остается на том же уровне, либо повторяет изменения температуры (рис. 1, *1а*, *1б*, *2а*). Анализ световых кривых у этой группы показывает,

что потенциальная интенсивность фотосинтеза начинает насыщаться у одних видов (*Claytonia arctica*, *Astragalus umbellatus*, *Saussurea tilesii*) при 60—70%, а у других (*Dryas punctata*, *Alopecurus alpinus*, *Eriophorum callitrix*) при 30—40% от полной освещенности (рис. 2). Так, у *Claytonia arctica* потенциальная интенсивность фотосинтеза насыщается светом примерно при 60—70 тыс. люкс (рис. 1, *1а*, *1б*). В некоторых случаях в днев-

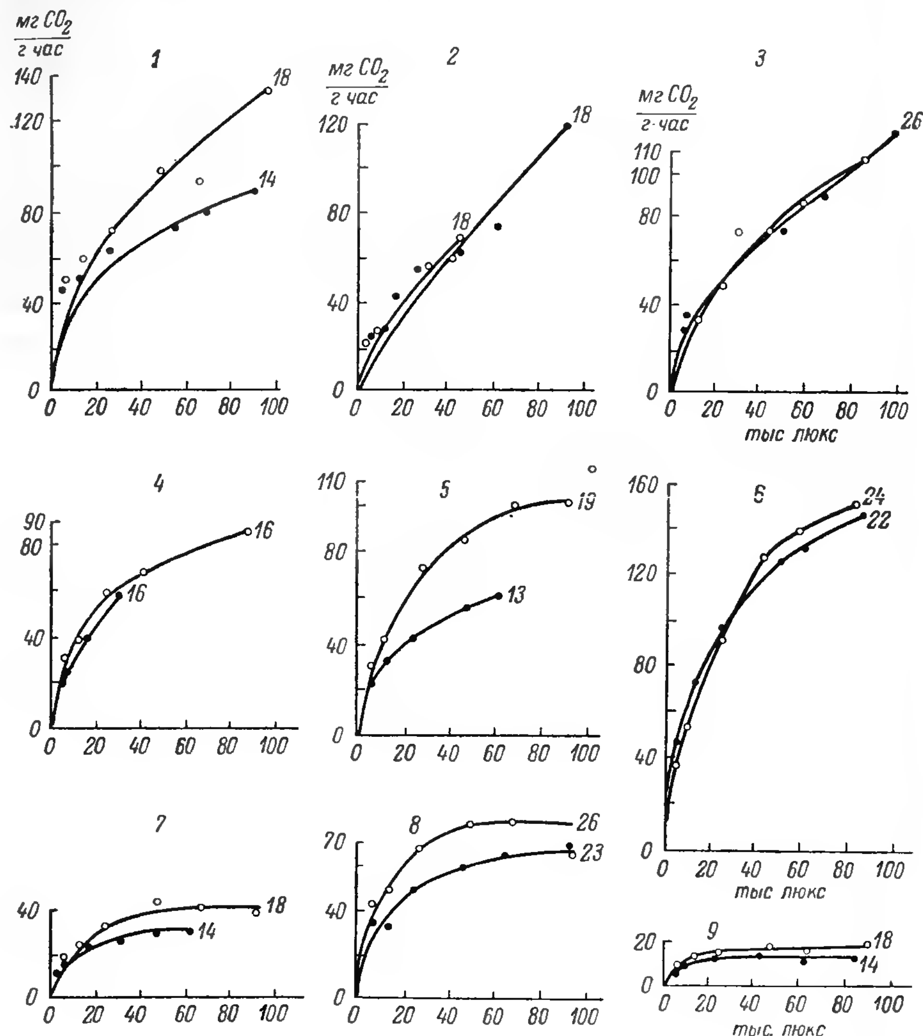



Рис. 2. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза (в расчете на сухой вес) от интенсивности освещения у некоторых растений о. Врангеля.

*1* — *Rhodiola borealis*; *2* — *Rumex arcticus*; *3* — *Lagotis minor*; *4* — *Claytonia arctica*; *5* — *Astragalus umbellatus*; *6* — *Saussurea tilesii*; *7* — *Eriophorum callitrix*; *8* — *Alopecurus alpinus*; *9* — *Dryas punctata* (цифрами на кривых обозначена температура, при которой определена зависимость фотосинтеза от света).

ные часы изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза у *C. arctica* при достижении насыщающей освещенности повторяют колебания температуры (рис. 1, *1в*). Такие же изменения фотосинтеза в дневные часы наблюдались и у *Eriophorum callitrix*; световое насыщение у этого растения наступает при освещенности 30—40 тыс. люкс (рис. 1, *2а* и рис. 2, *7*).

Таким образом, в ясную погоду в естественных условиях фотосинтез некоторых видов осуществляется в дневные часы при насыщающих интенсивностях света, что отражается в форме кривой суточных изменений потенциальной интенсивности фотосинтеза. Следует указать, что днем при ясной погоде фотосинтез происходит при температуре, близкой к оптимальной, так как листья растений могут нагреваться до 20°. Нами было



раньше установлено, что температурный оптимум фотосинтеза исследованных растений о. Врангеля лежит при температуре 20—25° (Герасименко, 1973). Большую часть суток даже при ясной погоде потенциальная интенсивность фотосинтеза ограничивается недостаточной интенсивностью света и температурой более низкой, чем оптимальная.

Примерно две трети периода вегетации растений на о. Врангеля совпадают с полярным днем. Чельман (Kjellman, 1883) впервые отметил, что при круглосуточном освещении растения накапливают больше органического вещества, чем растения искусственно затемняемые на ночь. С. П. Костычев с сотрудниками (1930) показал путем непосредственных измерений, что в условиях Крайнего Севера ассимиляция $CO_2$ может идти в ночные часы. Теперь уже имеется ряд работ, свидетельствующих, что в Арктике растения поглощают $CO_2$ в течение суток почти непрерывно (Костычев и др., 1930; Кислякова, 1960, Müller, 1928; Ungerson, Scherdin,

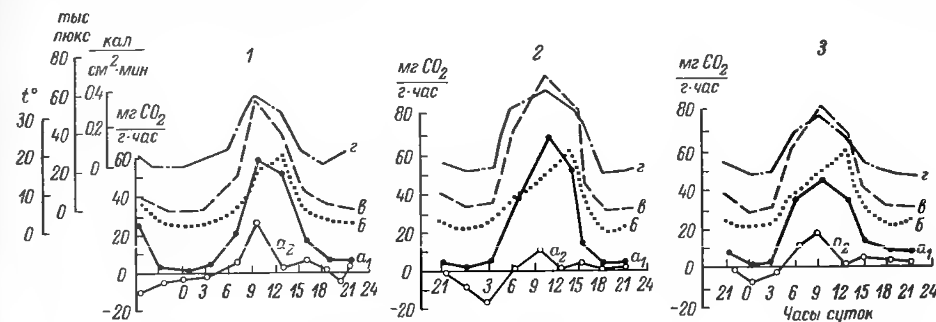



Рис. 3. Суточная динамика интенсивности видимого фотосинтеза у некоторых растений о. Врангеля, 7 VIII 1972.

$а_1$ — потенциальная интенсивность фотосинтеза; $а_2$ — интенсивность видимого фотосинтеза (в расчете на сухой вес); *б* — температура воздуха в камере; *в* — освещенность; *г* — интенсивность ФАР; *1* — *Saussurea tilesii*; *2* — *Nardosmia frigida*; *3* — *Lagotis minor*.

1962; Швецова и Вознесенский, 1970). По нашим данным, потенциальная интенсивность фотосинтеза в ночные часы ниже, чем в дневные, и при безоблачной погоде в полночь может составлять 25—30%, а к 3—4 часам утра достигать 45—50% от дневного максимума (рис. 1, *1а*, *2а*). Освещенность в полночь при ясной погоде в начале июля может достигать 15—20 тыс. люкс (25% от дневного максимума), к 3—4 часам утра она возрастает до 30—40 тыс. люкс (40—50% от дневного максимума). Однако частые туманы и значительная облачность в ночные часы на о. Врангеля резко снижают освещенность, а следовательно, и интенсивность фотосинтеза. В августе в связи с окончанием периода круглосуточного освещения уменьшается суточная продолжительность фотосинтеза, а из-за более низкой освещенности снижается интенсивность фотосинтеза в ранние утренние часы (рис. 1, *1в*, *2в*).

На рис. 3 показаны суточные изменения интенсивности видимого фотосинтеза у 3 видов растений. В ночные часы газообмен складывается в пользу дыхания, компенсационный пункт отмечен у разных видов от 4 до 6 часов утра. В утренние часы интенсивность видимого фотосинтеза (также как и потенциальная интенсивность) возрастает по мере увеличения освещенности и температуры. Дневной максимум интенсивности видимого фотосинтеза, как и дневной максимум потенциальной интенсивности, наблюдается в утренние часы. У таймырских растений (Швецова и Вознесенский, 1970) и у растений м. Барроу на Аляске (Tieszen, 1971) в отдельные дни наблюдалось полуденное снижение интенсивности видимого фотосинтеза. Названные авторы объясняют понижение интенсивности фотосинтеза в полдень увеличением доли дыхания в общем газообмене вследствие повышения температуры в это время суток. Л. Л. Тизцен наблюдал небольшие полуденные депрессии фотосинтеза при температуре воздуха в камере 20—24°. В наших опытах температура воздуха в камере

в полдень была около 22°, а температура листьев на 2—3° выше. Ориентировочные данные о температурной зависимости видимого фотосинтеза растений о. Врангеля показывают, что для некоторых видов температура 25° является супероптимальной (рис. 4). Эти данные в какой-то мере подтверждают предположение, что причиной полученного снижения интенсивности видимого фотосинтеза в отдельные дни у арктических растений является увеличение доли дыхания в общем газообмене, возникающее в результате увеличения температуры.

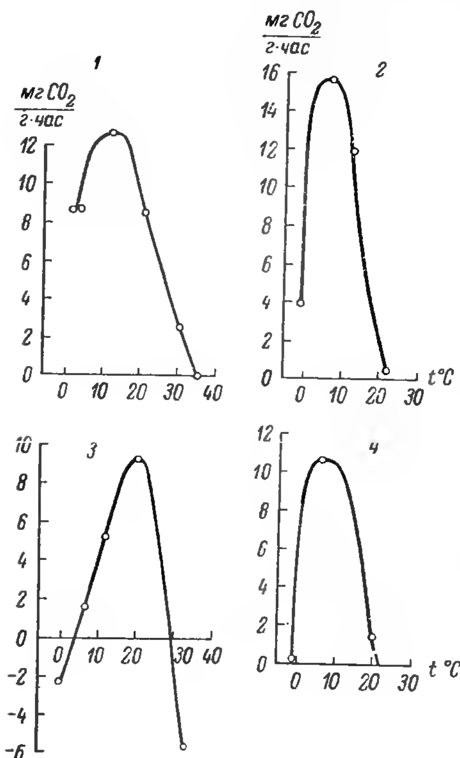



Рис. 4. Зависимость интенсивности видимого фотосинтеза (в расчете на сухой вес) от температуры у некоторых растений о. Врангеля.

*1 — Caltha arctica*; *2 — Primula tschuktschorum*; *3 — Artemisia furcata*; *4 — Oxytropis tschuktschorum* (температурные кривые получены при освещенности 30 тыс. люкс).

Суточная продолжительность видимого фотосинтеза в начале августа составляет у растений о. Врангеля примерно 15—18 часов. Вероятно, в середине лета суточная продолжительность ассимиляции может быть гораздо больше.

О сезонных изменениях фотосинтеза можно судить по кривым его суточного хода, полученным для каждого вида в разные сроки вегетационного периода. В наших исследованиях один суточный ход обязательно определялся в фазу цветения.

Исследуя сезонные изменения интенсивности фотосинтеза необходимо учитывать, что этот процесс крайне отзывчив на изменение напряженности факторов внешней среды. В естественных условиях нередко бывает трудно проследить, что в первую очередь определяет сезонные изменения: фаза ли развития растения или световые и температурные условия. Четко выяснить динамику фотосинтеза в онтогенезе каждого вида можно только в факторостатных условиях. Работы такого рода выполнены В. М. Катунским (1941), который показал, что интенсивность фотосинтеза достигает максимума во время образования генеративных органов, а затем снижается. Мы попытались выявить сезонные изменения фотосинтеза каждого вида при оптимальных для каждого отрезка вегетационного периода условиях освещенности и температуры.

Сезонная динамика фотосинтеза у растений о. Врангеля проявляется в изменении его наибольших суточных величин в течение лета. На рис. 5 представлены наибольшие суточные величины фотосинтеза в сопоставлении со схематическим феноспектром. Эти данные показывают, что у большинства видов интенсивность фотосинтеза достигает максимума в фазе цветения или плодоношения, а затем снижается к концу периода вегетации. Сезонный максимум фотосинтеза совпадает с фазой плодоношения у немногих видов, которые по своему фенологическому развитию, как правило, являются раннецветущими (*Oxygraphis glacialis*, *Salix glauca*, *S. phlebophylla*, *Dryas punctata*). У отдельных видов уже в начале вегетационного периода в фазах весенней вегетации и бутонизации наблюдаются высокие интенсивности фотосинтеза, сопоставимые с величиной сезонного максимума (*Caltha arctica*, *Rumex arcticus*).

Наблюдаемые нами различия в величинах фотосинтеза на протяжении лета могут быть связаны как с сезонным развитием растений, так и с из-



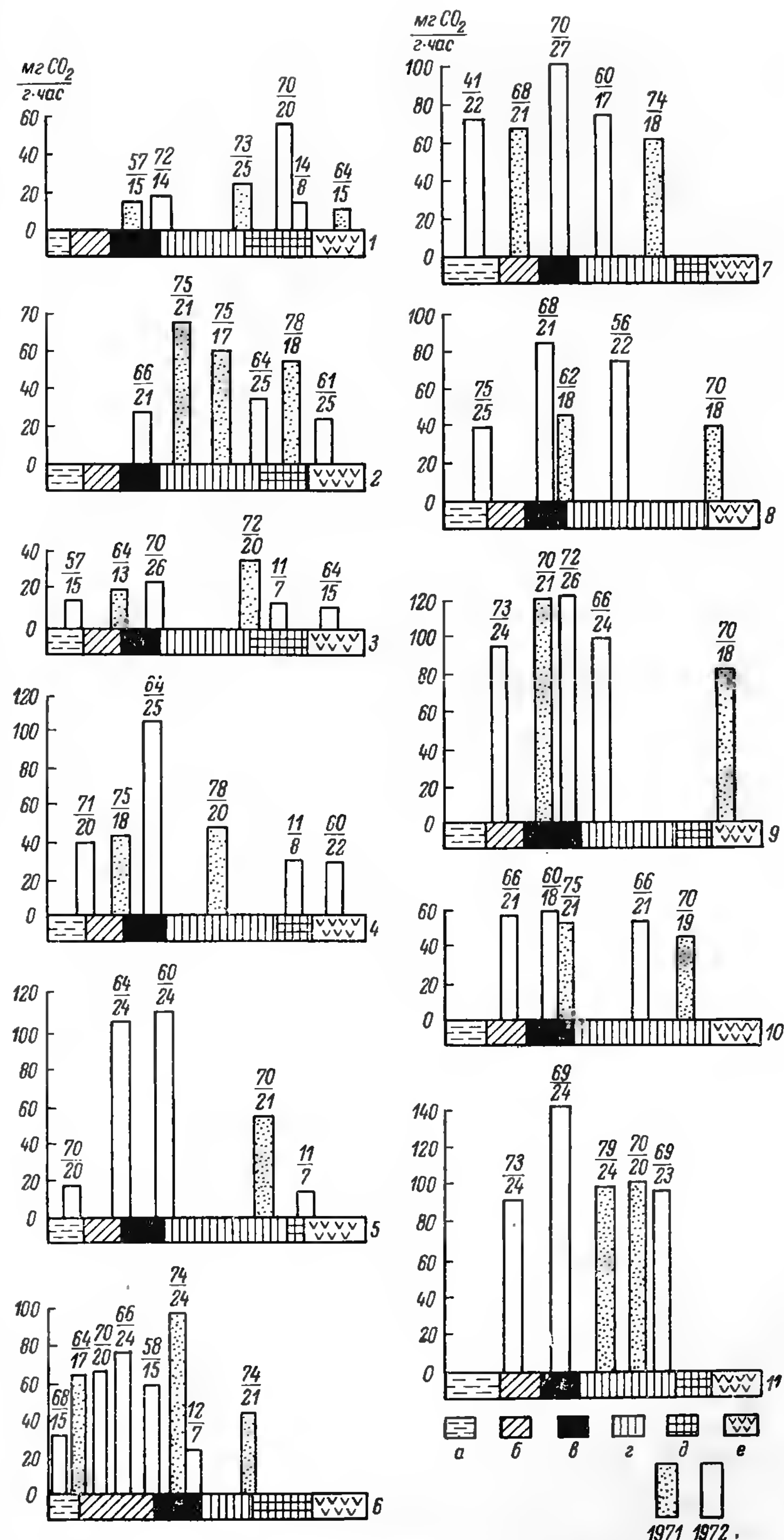



Рис. 5. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от фенологического развития растений о. Врангеля (схема).

*а* — вегетация (и выход злаков в трубку); *б* — бутонизация (колошение у злаков); *в* — цветение; *г* — семена незрелые; *д* — семена зрелые; *е* — осеннее раскрашивание; поздневесеннецветущие виды: *1 — Salix phlebophylla*; *2 — S. glauca*; раннелетнецветущие: *3 — Dryas punctata*; *4 — Claytonia arctica*; *5 — Oxyria digyna*; *11 — Caltha arctica*; *7 — Astragalus umbellatus*; *8 — Lagotis minor*; среднелетнецветущие: *9 — Rumex arcticus*; *10 — Alopecurus alpinus*; позднелетнецветущие: *6 — Saussurea tilesii*; *числитель дроби* — освещенность (тыс. люкс); *знаменатель дроби* — температура воздуха в камере (в °С).

менением внешних условий. Так, весеннее и осеннее понижение интенсивности фотосинтеза, наблюдаемое у растений о. Врангеля, можно объяснить более низкими среднесуточными температурами и повреждающим действием заморозков, а в конце полярного лета сказывается также уменьшение интенсивности освещения. Сезонный максимум фотосинтеза у большинства видов совпадает не только с определенной фенофазой (цветение, а у раннецветущих видов — плодоношение), но и с наиболее благоприятным сочетанием экологических условий (высокие интенсивности освещения, максимум летних температур). Обычно в это время большинство видов имеют также достаточно развитую листовую поверхность.

В результате анализа кривых суточного хода фотосинтеза и данных о его температурной и световой зависимости были определены максимальные потенциальные интенсивности фотосинтеза у растений о. Врангеля. Определение максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза, т. е. его максимальной скорости, достигаемой при оптимальной температуре, насыщении светом и углекислотой, представляет значительный интерес. Данные такого рода позволяют наметить связь между величиной фотосинтеза и систематическим положением вида, а также выяснить изменения максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза у разных видов в одной природной зоне (Заленский, 1963). Измерение фотосинтеза одними и теми же методами дают возможность изучить вариабельность максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза одного вида в разных природных зонах. В нашей работе сделана попытка связать максимальные потенциальные интенсивности фотосинтеза с систематическим положением изученных видов, а также выяснить диапазон изменений рассматриваемого показателя у исследованных расстений о. Врангеля.

Из данных, приведенных в табл. 1, можно заключить, что максимальные потенциальные интенсивности фотосинтеза у растений о. Врангеля составляют 33—182 мг $CO_2$/г сух. веса в час (37—154 мг $CO_2$/дм$^2$·час). В этих же пределах изменяются максимальные потенциальные интенсивности фотосинтеза у растений Западного Таймыра (Швецова, 1971) и Хибин (Заленский, 1963). Таким образом, по максимальным потенциальным интенсивностям фотосинтеза растения о. Врангеля, обитающие в условиях арктической тундры, не отличаются от растений других районов Крайнего Севера.

Интенсивность фотосинтеза выше 100 мг $CO_2$/г сух. веса в час обнаружили виды следующих семейств: *Ranunculaceae*, *Compositae*, *Leguminosae*, *Polygonaceae*, *Crassulaceae*, *Portulacaceae* (табл. 1). Некоторые из этих семейств упоминались в литературе как семейства, виды которых имеют наиболее высокие интенсивности фотосинтеза (Глаголева и Филиппова, 1965; Швецова, 1971). В то же время в пределах одного семейства, например *Leguminosae*, можно встретить виды как с высокой (*Astragalus umbellatus* — 140 мг $CO_2$/г сух. веса в час), так и с относительно низкой интенсивностью фотосинтеза (*Oxytropis tschuktschorum* — 56 мг $CO_2$/г сух. веса в час). Данные о максимальных потенциальных интенсивностях фотосинтеза растений Памира также показывают, что в пределах одного семейства встречаются виды с разными ассимиляционными возможностями (Глаголева и Филиппова, 1965). Все интенсивно ассимилирующие растения о. Врангеля, которые мы исследовали, — это травянистые многолетники. Среди них по экологической принадлежности можно отметить криогигрофиты (*Caltha arctica*) и криомезофиты (*Rumex arcticus*, *Astragalus umbellatus*, *Nardosmia frigida*). Интересно, что все травянистые многолетники из двудольных с листьями суккулетного типа (*Rhodiola borealis*, *Claytonia arctica*, *Lagotis minor*) обладают высокими интенсивностями фотосинтеза (табл. 1). По нашим данным, все виды с высокими ассимилирующими способностями отличаются, как правило, значительным светолюбием (рис. 2).

Таким образом, в условиях арктической тундры о. Врангеля есть виды, способные при создании оптимальных условий ассимилировать углекислоту с высокой скоростью.



Относительно низкие интенсивности фотосинтеза отмечены у кустарничков (*Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*), а также, у некоторых травянистых многолетников из однодольных (*Luzula nivalis*, *Eriophorum callitrix*, *Carex lugens*).

В целом, приведенные данные о максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений о. Врангеля еще раз подтверждают сделанный ранее вывод о том, что в любой природной зоне есть виды как с низкой, так и с высокой интенсивностью фотосинтеза (Заленский, 1963).

Максимальные потенциальные интенсивности фотосинтеза у одних и тех же и близких видов растений о. Врангеля и Западного Таймыра (*Dryas punctata*, *Salix glauca* и *S. arctica*, *Nardosmia frigida* и *N. gmelinii*) оказались почти одинаковыми. Для видов *Astragalus umbellatus* и *Arctagrostis arundinacea* рассматриваемый показатель несколько выше у растений о. Врангеля. Видимо, это объясняется низкой интенсивностью освещения, при которой измерялся фотосинтез летом 1967—1968 гг. на Западном Таймыре (Швецова, 1971).

ТАБЛИЦА 2

Максимальные интенсивности видимого фотосинтеза и потенциальные интенсивности фотосинтеза (определенные при тех же условиях освещения и температуры) у растений о. Врангеля

| Вид | Освещенность (в тыс. люкс) | Температура (в °С) | Интенсивность видимого фотосинтеза | | Потенциальная интенсивность фотосинтеза | | Интенсивность видимого фотосинтеза в % от его потенциальной интенсивности |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | мг $CO_2$ / г сух. веса · час | мг $CO_2$ / дм$^2$ · час | мг $CO_2$ / г сух. веса · час | мг $CO_2$ / дм$^2$ · час | |
| *Alopecurus alpinus* | 10 | 10 | 9 | 5 | 18 | 10 | 48 |
| *Salix glauca* | 30 | 10 | 6 | 4 | 20 | 13 | 30 |
| *Rumex arcticus* | 80 | 20 | 30 | 17 | 121 | 68 | 25 |
| *Oxyria digyna* | 30 | 5 | 11 | 7 | 30 | 19 | 37 |
| *Caltha arctica* | 30 | 14 | 13 | 7 | 90 | 48 | 14 |
| *Oxygraphis glacialis* | 30 | 5 | 8 | 5 | 18 | 11 | 43 |
| *Astragalus umbellatus* | 52 | 17 | 20 | 10 | 68 | 34 | 29 |
| *Oxytropis tschuktschorum* | 30 | 5 | 11 | 10 | 17 | 16 | 63 |
| *Primula tschuktschorum* | 30 | 6 | 16 | — | — | — | — |
| *Lagotis minor* | 54 | 12 | 18 | 16 | 45 | 39 | 39 |
| *Artemisia furcata* | 30 | 19 | 9 | 11 | 67 | 65 | 14 |
| *Nardosmia frigida* | 56 | 14 | 10 | 7 | 70 | 47 | 14 |
| *Saussurea tilesii* | 58 | 15 | 27 | 27 | 58 | 58 | 46 |

Максимальные интенсивности видимого фотосинтеза у растений о. Врангеля изменяются от 6 до 30 мг $CO_2$/г сух. веса в час (4—27 мг $CO_2$/дм$^2$ в час.). Сопоставление наших данных (табл. 2) с результатами измерений в других районах Арктики (Кислякова, 1960; Ungerson, Scherdin, 1962; Tieszen, 1970, 1971; Швецова, 1971) показывает, что и по интенсивности видимого фотосинтеза растения о. Врангеля не имеют каких-то специфических отличий от растений других районов Крайнего Севера.

**Выводы**

1. Суточные изменения фотосинтеза у растений о. Врангеля четко выражены и определяются в основном внешними условиями, прежде всего светом и температурой. Непрерывный полярный день накладывает отпечаток на ассимиляционную деятельность арктических растений, увеличивая ее суточную продолжительность.

2. Максимальные скорости ассимиляции отмечены у растений о. Врангеля в период благоприятного сочетания температурных и световых ус-

ловий. В это время большинство изученных видов находится в фазе цветения, а раннецветущие — в фазе плодоношения, и имеют достаточно развитую листовую поверхность.

3. Максимальные интенсивности видимого фотосинтеза у растений о. Врангеля составляют 6—30 мг $CO_2$/г сух. веса в час, а его максимальные потенциальные интенсивности — 33—182 мг $CO_2$/г сух. веса в час. Среди исследованных растений о. Врангеля, как и в других природных зонах, имеются виды с низкой и с высокой потенциальной интенсивностью фотосинтеза, однако эта способность реализуется в естественных условиях у разных видов в разной степени.

## ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Вознесенский В. Л. (1971). Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания в полевых условиях. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский и О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Вознесенский В. Л., Р. М. Рейнус и О. В. Заленский. (1970). Влияние температуры на фотосинтез пустынных растений в Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 5. — Герасименко Т. В. (1973). Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля. Бот. ж., 58, 4. — Глаголева Т. А. и Л. А. Филиппова. (1965). Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий. — Городков Б. Н. (1958). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. — Горышина Т. К. (1971). Сезонная динамика фотосинтеза и продуктивность у некоторых летневегетирующих травянистых растении лесостепной дубравы. Бот. ж., 56, 1. — Дроздов О. А. и Э. И. Гирская. (1970). К вопросу о связи температуры Арктического бассейна с осадками умеренных и тропических широт. Тр. ГГО, 258. — Заленский О. В. (1949). Изменения зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода растений. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 17. — Заленский О. В. (1961). Физиологические процессы растений в условиях высокогорий. 2-е совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности. — Заленский О. В. (1963). Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. Тр. Памирск. биол. станц., 1 — Захарьянц И. Л., Л. Х. Наабер, С. Фазылова, Л. Н. Алексеева, Н. П. Ошанина. (1971). Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. — Катунский В. М. (1941). Интенсивность фотосинтеза как основной показатель углеродного питания растений. Сб. работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева. — Кислякова Т. Е. (1960). К вопросу о круглосуточном фотосинтезе растений на Крайнем Севере. Физиол. раст., 7, 1. — Костычев С. П., Е. Н. Базырина и В. А. Чесноков. (1930). Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. Изв. АН СССР, сер. VII, 7. — Крашенинников Ф. Н. и Н. И. Соковнина. (1925). Усвоение углекислоты в полярной области у наземных растений и у бурых водорослей во время отлива. Тр. Бот. инст. [при Моск. гос. унив.]. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части о. Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Семихатова О. А. (1965). О дыхании высокогорных растений. Проблемы ботаники, 7. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Швецова В. М. (1971). Интенсивность фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра. Автореф. дисс. — Швецова В. М. и В. Л. Вознесенский. (1970). Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра. Бот. ж., 55, 1. — Curtel G. (1890). Recherches physiologiques sur la transpiration et l'assimilation pendant les nuits norvegiennes. Rev. gen. bot., 2, 7. — Kjellman F. R. (1883). Über den Pflanzenwuchs an der Nordküste Sibiriens. — Müller D. (1928). Die $CO_2$-assimilation der arctischen Pflanzen und die Abhändigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta, 6 — Pisek A. (1960). Pflanzen der Arctis und des Hochgebirges. Handb. Pflanzenphysiol., V. — Schimper A. F. W., F. C. von Faber. (1935). Pflanzengeographie auf physiolgischer Grundlage. — Tieszen L. L. (1970). A report on the photosynthesis and primary production projects at the Barrow intensive site. Augustiana College. South Dakota. — Tieszen L. L. (1971). $CO_2$-exchange in the Alaskan tundra: measured course of photosynthesis. Proceedings tundra Biome symposium. Lake Wilderness Center, University of Washington. — Tranquillini W. (1964). Photosynthesis and dry matter production of trees at high altitude. In: Formation of wood in forest trees. — Ungerson J., G. Scherdin. (1962). Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthesis und der Atmung unter natürlichen Bedingungen in der Subarctis. Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 32.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 24 V 1973).



УДК 581.331.2 : 582.545.2 : 551.781 : 622.036/.038

Р. Я. Абузярова

# ПЫЛЬЦА ПАЛЬМЫ *NIPA* THUNB. В ПАЛЕОГЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ШИНТУЗСАЯ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАЗАХСТАН)

R. YA. ABUZYAROVA. THE POLLEN OF PALM *NIPA* THUNB. IN PALEOGEN DEPOSITS IN SHINTUZAY (CENTRAL KAZAKHSTAN)

Низкорослая бесстебельная пальма *Nipa fruticans* Thunb., произрастающая в устьях рек, на низменных берегах тропических морей в зоне приливов и отливов, является основным элементом мангровой растительности. В настоящее время она ограничена в своем распространении лишь Филиппинами, Малайским архипелагом (Индонезией) и близлежащими побережьями Австралии и Азии.

Данные палинологических исследований показывают, что в начале третичного периода пальма *Nipa*, по-видимому, была широко распространена

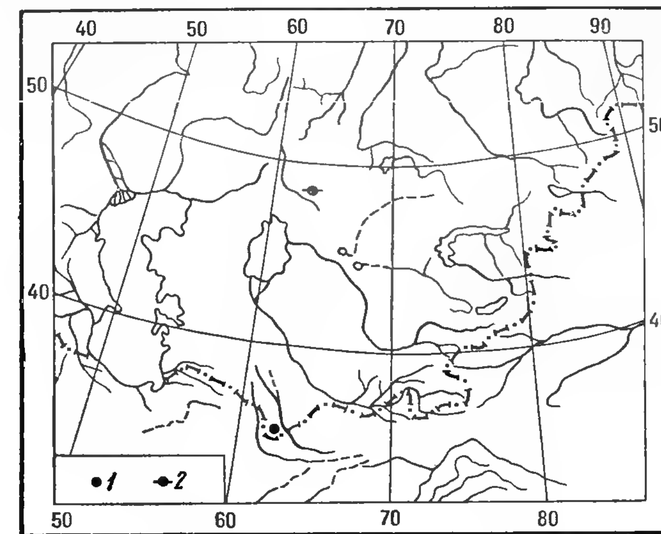



Рис. 1. Местонахождение пыльцы *Nipa turkmenica* Gladk.
*1* — в Средней Азии (Гладкова, 1962); *2* — в Казахстане (Р. Я. Абузярова).

как по берегам восточноазиатских бассейнов, так и по побережью древнего Средиземноморского бассейна.

Впервые ископаемая пыльца *Nipa* была найдена М. А. Седовой (1956) в олигоценовых отложениях Приморья (Дальний Восток). Из ила Южно-Китайского моря Ван Вин (Van Veen, 1958) выделил спорово-пыльцевой комплекс, в составе которого отмечена и пыльца этой пальмы. Затем Муллер (Muller, 1964), изучая историю мангровой растительности острова Борнео, указал на наличие пыльцы *Nipa* в отложениях эоцена. Еще интереснее находки ископаемой пыльцы *Nipa* в отложениях эоцена Украины (Покровская, 1966), Англии, Франции, (Durand и др., 1969) и Венгрии (Kedves, 1969).

В работе А. Н. Гладковой (1962) приводится описание ископаемой пыльцы нового вида *Nipa*, обнаруженной в эоценовых отложениях Туркмении и названной автором *Nipa turkmenica* Gladk.

Нами пыльца *Nipa* найдена в образцах породы, сложенной серыми песками с голубоватым оттенком. Эти образцы собраны В. С. Корниловой из нижних горизонтов индрикотериевой свиты, в районе Шинтузсая. Флора

Шинтузсая по отпечаткам листьев описана В. С Корниловой (1950, 1956). Пыльцевой анализ этих образцов произведен нами (Абузярова, 1955). Возраст флороносного горизонта на основании отпечатков растений и пыльцевого анализа первоначально определялся как нижне-среднеолигоценовый. Повторное изучение образцов породы позволило выявить ряд интересных во флористическом отношении видов, установленных по пыльце, в том числе пыльцу пальмы *Nipa*, а возраст флоры Шинтузсая был определен эоценовый.

По морфологическим признакам обнаруженная нами пыльца *Nipa* не отличается от пыльцы вида, описанного Гладковой. Таким образом, Ка-

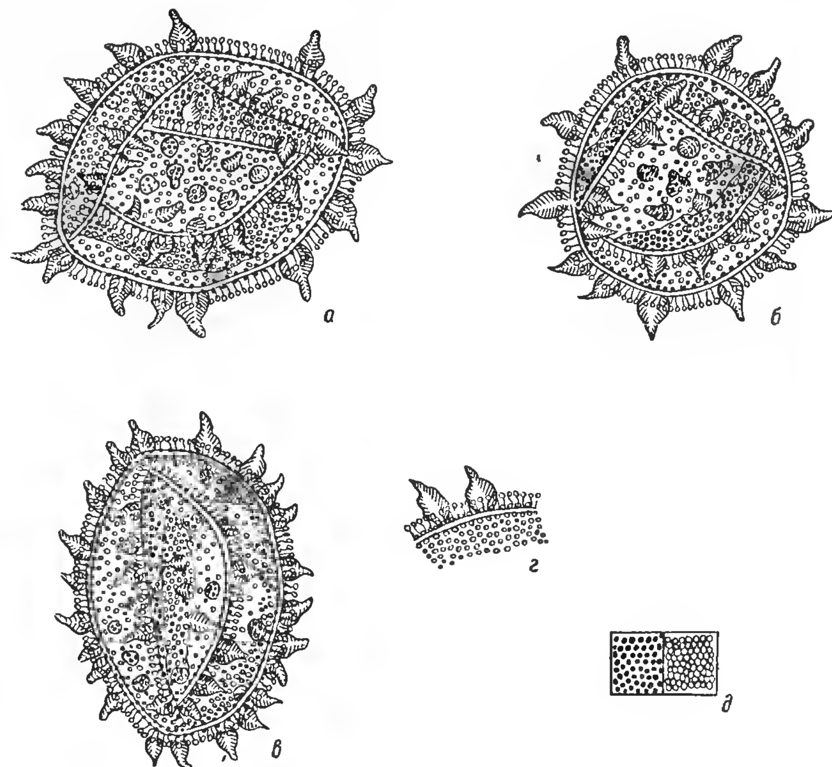



Рис. 2. Пыльцевые зерна *Nipa turkmenica* Gladk. ×1000. Низы палеогена. Шинтузсай (Центральный Казахстан).

*а, б* — полярное положение; *в* — положение, близкое к экваториальному (продольная проекция); *г* — шипы; *д* — деталь скульптуры экзины.

захстан (Шинтузсай) является вторым местонахождением пыльцы *Nipa turkmenica* в Советском Союзе (рис. 1). Следовательно, благодаря нашей находке пыльцы *Nipa* список палеогеновой флоры Казахстана пополнился представителем ископаемой мангровой растительности; тем самым ареал *N. turkmenica* продвинулся по отношению к первоначальному туркменскому нахождению на 10° на север.

Следует отметить, что в спорово-пыльцевом комплексе Шинтузсая, кроме *Nipa*, присутствуют пыльца пальмы *Sabal*, *Laurus*, *Sterculia*, пыльца древних вымерших покрытосеменных растений, относимых к формальным таксонам, споры древовидных папоротников, а также пыльца листопадных широколиственных пород — *Quercus*, *Liquidambar*, *Acer*, *Tilia*, *Castanea* и *Castanopsis*.

Ниже приводится описание пыльцы *N. turkmenica* из отложений Шинтузсая. Более подробное описание пыльцы этого вида можно найти в работе Гладковой (1962).



### *Nipa turkmenica* Gladk.

Рис. 2, *а—д*; таблица, *а—г* (см. вклейку)

Пыльцевые зерна гетерополярные, дистально-двухбороздные, длина 42—49.5 мкм, ширина 23—36.3 мкм. Очертания в полярном и экваториальном положении широкоовальные. Борозды расположены на дистальной стороне. Экзина имеет булавовидные стерженьки, разъединенные или соединенные между собой (рис. 2, *д*), и крупные неравномерно рассеянные шипы (рис. 2, *г*), сильно варьирующие по размерам (3.3—7.5 мкм); в основании шипов имеются луковицеобразные расширения, а их верхушки заострены или же слегка притуплены. Основания шипов и булавовидных выростов расположены на одном уровне, подстилающий слой тонкий.

В препаратах пыльца *Nipa* встречается в различных положениях. Цвет пыльцевых зерен желтый.

Сравнение. Описанная пыльца по строению экзины, форме зерен, наличию характерных выростов и луковицеобразных утолщений у основания шипов, а также по размерам сходна с пыльцой *Nipa turkmenica*; от пыльцы современного вида *N. fruticans* отличается меньшим размером пыльцевых зерен.

Приношу благодарность Л. А. Куприяновой за консультацию при определении пыльцы пальмы *Nipa* и В. С. Корниловой за образцы породы для пыльцевого анализа.

ЛИТЕРАТУРА

Абузярова Р. Я. (1955). Результаты спорово-пыльцевых исследований олигоценовых отложений Шинтузсая (Тургай). Матер. по истории фауны и флоры Казахстана, 1. — Гладкова А. Н. (1962). Остатки пальмы *Nipa* Thunb. в эоценовых отложениях Туркмении. Палеонтол. сб., 3. Тр. ВНИГРИ, 196. — Корнилова В. С. (1950). Новые данные к флоре индрикотериевых слоев Тургая. Изв. АН Казахск. ССР, 98, сер. бот., 5. — Корнилова В. С. (1956). Итоги изучения олигоценовой флоры Тургая. Тр. Инст. бот. АН Казахск. ССР, 3. — Покровская И. М. (1966). Споры и пыльца из палеогеновых отложений. Палеопалинология, III, Тр. ВСЕГЕИ, 141. — Седова М. А. (1956). Краткое описание спор и пыльцы из олигоценовых отложений Южного Приморья. Атлас олигоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. Мат. ВСЕГЕИ. — Durand S. Olliver-Pierre Marie-Francoise. (1969). Observations nouvelles sur la presence du Pollen de palmier *Nipa* dans L'eocene de L'ouest de la França et du sud de L'Angleterre. Bull. soc. geol. et miner. Bretagne. Cl. 1. — Kedves M. (1969). Palynological studies on Hungarian early tertiary deposits. — Muller J. (1964). A palynological contribution to the history of the mangrove vegetation in Borneo. In: Ancient Pacific Floras. University Hawau Press. — Wan Veen F. R. (1958). Pollen from the South China Sea. The Sarawak musent J., VIII, 11. New Ser.

Алма-Атинский государственный университет.

(Получено 31 VIII 1971).

---

УДК 581.14 : 551.432 (479+235.222)

А. А. Малышев

## ИЗМЕНЕНИЕ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ У РАСТЕНИЙ В ГОРАХ ПРИ РЕЗКОЙ СМЕНЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

A. A. MALYSHEV. CHANGES OF GROWTH PROCESSES IN PLANTS IN MOUNTAINS CAUSED BY SHARP ALTERATIONS OF ECOLOGICAL CONDITIONS

Исследования автора в условиях влажных высокогорий на Северо-Западном Кавказе и Северо-Восточном Алтае показали, что ростовые процессы растений в онтогенезе при резкой смене экологических условий обнаруживают большую пластич-

ность. Размеры и габитус травянистых многолетников, начиная со 2-го года после пересадки с одного высотного уровня на другой, изменяются, приобретая сходство с аборигенами того пояса, куда они перенесены.

При пересадке растений за пределы их ареала размеры их обычно уменьшаются при перемещении в любом направлении. Перенос растений на нижние высотные уровни в пределах ареала вызывает увеличение их размеров, а перемещение вверх — уменьшение. На верхнем пределе среднегорной зоны у травянистых многолетников увеличивались размеры независимо от их высотного уровня прежнего местообитания и направления, в котором они перемещались. Таким образом, в среднегорной зоне существуют оптимальные условия роста как дикорастущих, так и ряда культурных растений.

У культурных однолетников в условиях высокогорий возникают приспособительные формы, сближающие их с многолетними аборигенами.

В исследованиях, проводившихся нами на Северо-Восточном Алтае (в районе Телецкого озера) и Северо-Западном Кавказе (в районе Теберды), изучалась степень пластичности ростовых процессов растений в онтогенезе при резкой смене экологических условий. С указанной целью велись пересадки дикорастущих многолетних растений, взятых с их естественных местообитаний, на разные высотные уровни.[1]

Высота естественного травостоя лугов наиболее распространенных ассоциаций на Северо-Западном Кавказе и Северо-Восточном Алтае в разных поясах изменяется довольно резко, отражая изменения комплексов экологических условий, характерных для этих поясов (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Высота травостоя разных ассоциаций в различных поясах Северо-Западного Кавказа и Северо-Восточного Алтая

| Ассоциация | Пояс | Высота в м над ур. м. | Высота травостоя | |
|---|---|---|---|---|
| | | | в см | в % |
| **Северо-Западный Кавказ** | | | | |
| Festuca sulcata+Poa pratensis+varia herbosae | Луг в лесном поясе | 1330 | 50 | 100 |
| Bromus variegatus+Festuca sulcata+varia herbosae | Нижняя часть субальпийского пояса . . . | 1950 | 80 | 160 |
| Festuca varia+Bromus variegatus+Varia herbosae | Верхняя часть субальпийского пояса | 2400 | 20 | 40 |
| Festuca supina+varia herbosae | Нижнеальпийский пояс | 2700 | 19 | 38 |
| Festuca supina+varia herbosae | Верхнеальпийский пояс | 3000 | 16 | 32 |
| **Северо-Восточный Алтай** | | | | |
| Bromus inermis+Trollius asiaticus+varia herbosae | Луг в горнотаежном поясе . . . . . . . . | 500 | 90—110 | 100 |
| Aconitum excelsum+Chamaenerium angustifolium+varia herbosae | То же . . . . . . . . | 1000 | 170—200 | 170—200 |
| Rhaponticum carthamoides+Saussurea latifolia+varia herbosae | Субальпийский пояс . | 1750 | 60—70 | 60—70 |
| Festuca supina+Schultzia crinita+varia herbosae | Горнотундровый пояс | 1830 | 20 | 20 |

Когда переселение растений происходит в пределах ареала, при переносе их вниз чаще всего наблюдается увеличение размеров, а при перемещении вверх — их уменьшение (табл. 2—3). В субальпийском поясе, где комплекс условий для ростовых процессов травянистых многолетников наиболее благоприятен, растения обычно увеличивают свои размеры независимо от их прежнего местообитания и направления, в котором они перемещались. Помимо увеличения высоты, у них наблюдается также удлинение листьев и междоузлий стебля.

[1] Методика пересадок описана нами ранее (Малышев, 1972).



ТАБЛИЦА 2

Изменение размеров дикорастущих многолетников при перемещении клонами с высоты 1330 м над ур. м. на более высокие уровни (на 3-й год после пересадки, Северо-Западный Кавказ)

| Вид | На какой уровень перенесены растения (в м) | Средняя высота растений (в см) | Максимальная высота растения (в см) | Длина листьев (в см) | Длина междоузлий (в см) | Число узлов стебля |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Phleum pratense* L. . . . . . | 1330 | 58 | 67 | 29 | 9 | 4.9 |
| То же . . . . . . . . . . | 1950 | 99 | 106 | 39 | 14 | 4.6 |
| » » . . . . . . . . . | 2400 | 72 | 76 | 35 | 8 | 4.0 |
| » » . . . . . . . . . | 2700 | 64 | 71 | — | — | 2.7 |
| *Dactylis glomerata* L. . . . . | 1300 | 108 | 121 | 67 | 14 | 5.8 |
| То же . . . . . . . . . . | 2700 | 48 | 61 | 41 | 12 | 2.2 |

ТАБЛИЦА 3

Изменение размеров травянистых многолетников при перемещении клонами на разные уровни (на 2-й год после пересадки, Северо-Западный Кавказ)

| Вид | Высота стеблей (в см) при переносе растений | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | с 1330 м на: | | | | с 1950 м на: | | | | с 2400 м на: | | | | с 2700 м на: | | | |
| | 1330 | 1950 | 2400 | 2700 | 1330 | 1950 | 2400 | 2700 | 1330 | 1950 | 2400 | 2700 | 1330 | 1950 | 2400 | 2700 |
| *Festuca sulcata* Hack. . . . . . | 55 | 70 | 35 | 25 | 51 | 57 | — | 33 | — | 45 | 41 | 30 | 38 | 53 | 53 | 50 |
| *Bromus riparius* Rehm. . . . . | 113 | 115 | 79 | 40 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *B. variegatus* M. B. . . . . . | — | — | — | — | 74 | 75 | 72 | 42 | 86 | 69 | 50 | 33 | 88 | — | 56 | 39 |
| *Dactylis glomerata* L. . . . . . . | 114 | 131 | 99 | 37 | 114 | 127 | 90 | 34 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Phleum pratense* L. . . . . . . | 96 | 99 | 62 | 21 | 91 | 85 | 92 | 14 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Ph. phleoides* (L.) Simonk. . . . . | — | — | — | — | — | — | — | — | 68 | 72 | 45 | 24 | 65 | 62 | 50 | 30 |

В альпийском поясе все эти показатели уменьшаются. Наибольшая разница в размерах проявляется при переносе растений из лесного (1330 м) в альпийский (2700 м) пояс, где высота генеративных побегов у клонированных растений уменьшается в 2—4.5 раза. При перемещении из альпийского пояса в лесной высота растений может увеличиваться вдвое.

При переносе растений за пределы их ареала размеры обычно уменьшаются в любом направлении перемещения.

Чем менее экологические условия соответствуют требованиям данного вида, тем сильнее уменьшаются высота и количество генеративных побегов, площадь листовых пластинок, длина черешка листьев. Так, у *Primula macrocalyx* Bunge и *Polygonum carneum* C. Koch, обитающих в лесном поясе (1330 м) и в нижней части субальпийского пояса (1950 м), с переносом вверх уменьшаются размеры, а *Primula ruprechtii* Kusn. и *Polygonum carneum* C. Koch, произрастающие в верхней части субальпийского пояса (2400 м) и в альпийском поясе (2700 м), при переносе вниз сохраняют свои размеры лишь до определенного высотного уровня. В лесном поясе *P. ruprechtii* Kusn. приобретает уже угнетенный вид, в частности уменьшается высота генеративных побегов и площадь листовой пластинки. *Scabiosa caucasica* M. B., перенесенная с уровня 2700 м, наибольшие

размеры розеточных листьев имела на уровне 2400 м, а затем их величина постепенно уменьшалась с переселением на более низкие уровни. В то же время *S. caucasica*, взятая с уровня 1950 м, увеличивала размеры розеточных листьев в более низком, лесном, поясе. Возможно, что в этом проявляются особенности различных экотипов данного вида. На третий год после переноса изменение размеров растений продолжается в этом же направлении, на четвертый год размеры обычно сохраняются такими же, как в предыдущем году.

Наибольшая продолжительность ростовых процессов у дикорастущих растений наблюдается в среднегорной зоне. Так, на Алтае в лесном поясе (500 м над ур. м.) рост травянистых растений в среднем продолжается 50—60 дней, а на уровне 1000 м — 80—90 дней. Выше, в субальпийском поясе (1750 м), он длится 40—50 дней, а в альпийском (1830 м) ограничен 30—40 днями.

Наиболее интенсивно высота травостоя увеличивается в период роста генеративных побегов (табл. 4); на уровне 1000 м прирост растений в это время достигает 30—40 см, но при дружной теплой весне или при особенно обильных весенних осадках здесь еще ранее (в мае) вегетативные побеги могут давать прирост до 25 см за декаду. В субальпийском поясе (1750 м) растения наиболее интенсивно растут в начале вегетации. В альпийском поясе рост растений замедлен, так же как и на уровне 500 м, где весна почти всегда бывает затяжной, с частыми возвратами холодов.

ТАБЛИЦА 4

Динамика роста травостоя по декадам в разных поясах Северо-Восточного Алтая

| Дата | Высота 1-го и 2-го ярусов травостоя (в см) на уровнях | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 500 м | | 1000 м | | 1750 м | | 1830 м | |
| | 1-й | 2-й | 1-й | 2-й | 1-й | 2-й | 1-й | 2-й |
| 10 V | 15 | 15 | 15 | — | — | — | — | — |
| 20 V | 30 | 30 | 40 | — | — | — | — | — |
| 1 VI | 50 | 40 | 80 | — | — | — | — | — |
| 10 VI | 80 | 59 | 110 | — | 20 | 15 | 5 | 5 |
| 20 VI | 100 | 60 | 120 | — | 35 | 25 | 10 | 7 |
| 1 VII | 100 | 60 | 150 | — | 50 | 35 | 25 | 8 |
| 10 VII | — | — | 170 | — | 70 | 40 | 35 | 10 |
| 20 VII | — | — | 180 | — | 80 | 40 | 40 | — |

Размеры и габитус перемещенных растений начиная со второго года после пересадки изменяются в сторону сходства с аборигенами того пояса, в который они перенесены.

В условиях Северо-Западного Кавказа наибольший прирост у дикорастущих растений наблюдался в субальпийском поясе на уровне около 2000 м. Таким образом, среднегорная зона во влажных высокогорьях как на Алтае, так и на Кавказе является зоной экологического оптимума для ростовых процессов многих растений (Малышев, 1948).

Шимпер (Schimper, 1898) предложил термин «экологический оптимум», под которым он понимал оптимальную интенсивность комплекса действующих на растение факторов; в этих условиях жизнедеятельность организма становится наиболее интенсивной, а все его функции особенно слажены и гармоничны. Однако Шимпер указывает, что экологический оптимум растения может не совпадать с оптимумом его отдельных функций.

Одновременно с изучением ростовых процессов у дикорастущих видов мы вели аналогичные опыты и с культурными растениями. Выяснилось, что у культурных растений, нетребовательных к теплу, ростовые процессы наиболее интенсивны в той же зоне, что и у дикорастущих аборигенов: на Кавказе в нижней части субальпийского пояса (2000 м), на Алтае в средней части горнотаежного пояса (1000 м). Здесь у них наблюдаются наибольшее увеличение размеров и наибольшая продолжительность периода роста. В указанной оптимальной зоне Кавказа и Алтая культурные растения имеют наиболее крупные размеры стебля и величину ассимиляционной поверхности. Продолжительность роста растений здесь в среднем на 20—30 дней больше, чем в нижележащих долинах лесного пояса.



В высокогорной зоне (Кавказ, 2400—2700 м) процессы роста культурных растений по сравнению с оптимальной для них частью среднегорной зоны (2000 м) замедляются; однако наряду с уменьшением высоты растений резко усиливаются (в одинаковых почвенных условиях, например при посеве в газоны) кустистость злаков, ветвление стеблей подсолнечника, образование добавочных кочанов у капусты и клубней у картофеля. Так, кустистость у яровой ржи сорта Петкусская и яровой пшеницы сорта Гарнет на уровне 2700 м вдвое выше, чем на уровне 2000 м. Но количество непродуктивных стеблей (без колоса) в высокогорье возрастает при этом вчетверо. У картофеля сорта Имандра число клубней с одного куста на уровне 2700 м было в 2.5 раза больше, чем на уровне 1330 м, хотя вес клубней там составлял лишь 23% от веса на нижнем участке.

О. В. Заленский (1944) пишет, что в высокогорьях Восточного Памира (3400 м) картофель также образует большое количество мелких клубней, до 70—100 на куст.

Если в условиях оптимального сочетания факторов (2000 м) растения усиливают рост в высоту и откладывают избыток пластических веществ в стебли (которых здесь на 10—30% больше, чем на уровне 1330 м), то в менее благоприятных, высокогорных, условиях (2400—2700 м) направление ростовых процессов резко изменяется — образуется несколько побегов при ограничении роста главного стебля.

Усиление кустистости при снижении общей высоты растения и большая продолжительность периода роста (а также репродуктивного развития) сближают однолетние культурные растения уже с первого года их произрастания в высокогорьях с многолетними дикорастущими аборигенами.

Наблюдения над ходом ростовых процессов у дикорастущих растений могут быть использованы в практических целях. Процессы роста служат индикаторами комплекса экологических условий и позволяют судить о возможности выращивания в горах не требовательных к теплу культурных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Заленский О. В. (1944). Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира. Изв. Таджикск. ФАН СССР, 8. — Малышев А. А. (1948). Средний пояс горной тайги как зона экологического оптимума для ростовых процессов растений в Северо-Восточном Алтае. ДАН СССР, 60, 1. — Малышев А. А. (1957). Процессы развития и роста культурных растений в высокогорных зонах северного склона Западного Кавказа. ДАН СССР, 112, 1. — Малышев А. А. (1972). Изменение темпов и ритмов развития многолетних поликарпических растений на разной высоте в условиях влажных высокогорий. Бот. ж., 57, 9. — Schimper A. F. W. (1898). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.

Тебердинский заповедник.

(Получено 10 VI 1970).

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

*УДК 019.941 : 002.01 : 631.82 : 633.2.03*

## **Т. А. Работнов.** Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М. Изд. «Наука», 1973 : 1—177

V. N. GOLUBEV, AND B. M. MIRKIN. *T. A. RABOTNOV.* THE INFLUENCE OF MINERAL FERTILIZERS ON MEADOW PLANTS AND MEADOW PHYTOCOENOSES. 1973

Улучшение лугов становится все более актуальной проблемой. Наряду с созданием сеяных культурных сенокосов и пастбищ видное место в повышении продуктивности отводится мероприятиям по их поверхностному улучшению и в первую очередь удобрениям. Литература об удобрении сенокосов к настоящему времени накопилась огромная, однако опыты чаще ведутся в течение 3—4 лет, и до сих пор крайне редки публикации, где приводятся данные о действии удобрений на травостой за сравнительно долгий период — свыше 10 лет. Поэтому рецензируемая книга, где изложены результаты опытов по 10—15-летнему удобрению лугов двух типов в пойме р. Оки, является ценной хотя бы уже по временно́му критерию. Ценность ее в глазах читателя еще более возрастает, если учесть, что автор представляет довольно редкий пример луговеда-биолога, прекрасно знающего биологию и экологию луговых видов и умеющего подмечать в луговом травостое те особенности, которые могут быть вовсе пропущены менее искушенными исследователями.

Структура книги следующая. Ее открывает небольшой раздел, посвященный характеристике природных условий стационара в пойме Оки. Далее в двух главах отдельно описываются опыты, выполненные на лугах двух разных типов. В 4-й главе Работнов сравнивает данные опытов, полученные для двух типов луга, в 5-й рассматривает действие удобрений на луговые травостои в ценологическом аспекте. В заключении в тезисной форме повторяются основные результаты работы и, что особенно важно, указываются наиболее актуальные направления поиска в области методики опытов с удобрениями на лугах.

Несколько слов о методике опытов. На 1-м участке, расположенном на стыке центральной и прирусловой пойм, схема опытов включала 5 вариантов: контроль, K, P, PK, NPK; на 2-м участке, расположенном в центральной пойме, — 3 варианта (контроль, PK, NPK). Во всех случаях действующее начало каждого элемента вносилось в количестве 60 кг (использовались аммиачная селитра, суперфосфат и хлористый калий). На 1-м участке размер делянок был равен 6×2.5 м при 8-кратной повторности, на 2-м — 11×2.5 м при 3-кратной повторности. Учеты на 1-м участке осуществлялись для каждой повторности на одном фиксированном метровом квадрате, причем проводилась разборка урожая по видам (итого 8 метровок в каждом варианте). На 2-м участке в каждом варианте опыта использовалось 10 фиксированных метровых площадок для определения видового состава лугового травостоя, а остальная площадь делянок служила для определения урожая. Несколько смущает прием взятия укосов — срезание на высоте 5—7 см, так как при этом допускаются, пусть незначительные, колебания в высоте срезания. Принимая во внимание, что в самом нижнем слое лугового травостоя сосредоточена наибольшая биомасса, некоторые колебания в высоте срезания могут существенно влиять на результаты определения урожайности на площадках в целом и отдельных видов.

Небольшие размеры опытных делянок автор объясняет пестротой пойменного ландшафта, с чем нельзя не согласиться. Систему учета видового состава автор считает приемлемой, однако предостерегает других исследователей от возможных ошибок в связи с недостаточным числом учетов и в заключение рекомендует пользоваться более мелкими площадками — 50×50 см или 25×25 см, равномерно распределенными



и фиксированными на делянках большего размера (100 м²). Все сравнения полученных данных выполнены по критерию Стьюдента.

Оценивая методику опытов в целом можно признать ее целесообразной, поскольку 8—10 метровых площадок, представляющих каждый вариант, дают устойчивое среднее продуктивности и преобладающих видов растений. Сравнение средних, по Стьюденту, также вполне допустимо, хотя сама специфика опыта наталкивает на мысль об использовании дисперсионного анализа, который позволяет более полно учитывать различия и по вариантам, и по повторностям опыта.

Принципиальное значение имеет методический вопрос о «базисе» сравнения результатов долголетних опытов: с исходым состоянием травостоя или с контролем за каждый год наблюдений. Автор склоняется к выводу, что метод учета видового состава на постоянных квадратах с выяснением исходного состояния в основном является правильным; это гарантирует от случайных интерпретаций данных об изменениях в связи с неоднородностью травостоя на каждом квадрате в исходном состоянии. В то же время Работнов выражает некоторое сомнение по поводу этого метода, с помощью которого «нельзя получить точное представление о реакции видов на удобрения, так как не существует прямой пропорциональности изменения продуктивности видов под влиянием удобрений по сравнению с их исходной продуктивностью» (стр. 173). Нам представляется, что в такого рода суждениях кроется известное противоречие и не находит решения первоначальный вопрос: с чем сравнивать — с исходным состоянием или с контролем погодично? В анализе конкретных результатов Работнов пользуется и тем и другим «базисом отсчета». И неудивительно — вопрос действительно не из легких, и большой заслугой автора является то, что он впервые с особой отчетливостью поставил этот вопрос, обычно выпадавший из поля зрения исследователей. Не предрешая окончательное его выяснение, попытаемся высказать ряд соображений по этому поводу. Любое исходное состояние травостоя луга, как и иного ценоза, — лишь временная фаза в дальнейших изменениях. При долголетних наблюдениях она отражается и фиксируется в контроле (в данном случае без внесения удобрений). Значит, чтобы получить истинное представление о действии удобрений, надо сравнивать с контролем. А чтобы нивелировать различия в составе травостоя учетных квадратов, в том числе по возрастному спектру, необходимо стремиться к статистической достоверности результатов (по видам, группам) на каждом опытном участке за любой год наблюдений. В этом и только в этом, по нашему мнению, заключается позитивное решение затронутого вопроса. Однако необходимость увеличения повторности учетных единиц ставит дополнительные препятствия на пути развития подобных исследований.

Излагая результаты опытов, Работнов приводит 63 подробные таблицы, где систематизированы средние по урожайности всего травостоя, отдельным фракциям и видам для каждого варианта за один год, за 5 лет (это, кстати, весьма несложный и эффективный прием погашения флуктуационного эффекта) и за 10 лет. Для многих видов показаны также число побегов и их вес. Приведены и некоторые данные о распределении надземной и подземной массы по горизонтам.

Публикация столь уникальных данных в таком полном объеме является еще одним достоинством книги. Это позволит в ряде случаев другим специалистам осуществить переобработки данных с использованием более сложных математических критериев. Однако и в настоящем виде таблицы насыщены информацией, которая тщательно интерпретирована в тексте. Быть может, по характеру таблиц все же нужно сделать одно замечание: данные приводятся то в центнерах на гектар, то в граммах на 1 м² или 8 м² за один год или суммарно за 10 лет. Такая подача материала не вполне удобна для читателя, который все время должен в уме приводить данные к одному порядку величин. Вероятно, показ всех данных в усредненном виде в центнерах на гектар был бы более удобен, и такой переход никак не обеднил бы содержания таблиц.

Следует полностью согласиться с автором в большой информативности абсолютных данных по урожайности каждого вида и группы видов по сравнению с их относительным участием. Однако полностью игнорировать относительное участие, очевидно, все же не следует; данные особенно интересны в тех случаях, когда проводится сравнение действия удобрений на абсолютное и относительное участие видов, что позволяет лучше оценить параллелизм и разнохарактерность изменений отдельных видов или их групп.

На основе глубокого знания биологии и возрастного состава популяций видов Работнов убедительно вскрывает сущность разногодичной изменчивости флористического состава опытных площадей. Особый интерес представляют те страницы книги, где автор описывает действие удобрений на отдельные виды. Так, под влиянием NPK костер безостый получает резкое преобладание и расширяет свой ареал, занимая не только всю прирусловую пойму, но и вторгается в центральную пойму. Таким образом, указывает Работнов, доминирование костра определяется не характером увлажнения, не заливанием полыми водами и отложением наилка, а степенью обеспеченности азотом. Положительной отзывчивостью на удобрение NPK характеризуются виды, обладающие хорошо развитой поверхностной корневой системой, либо способные перестраивать структуру корневой системы, развивая поглощающие корни в верхнем слое почвы. Вообще, выявление состава экобиоморф анализируемых растений в значительной мере позволяет автору объяснять поведение различных видов в разных вариантах опытов с удобрениями.

Разделы о реакциях отдельных видов на удобрения насыщены богатейшими фактическими данными и могут служить прекрасным справочником не только в научных целях, но и для практического руководства луговодов.

Своими исследованиями Работнов еще глубже и разностороннее развивает концепцию эколого-биологической индивидуальности видов, впервые сформулированную Л. Г. Раменским. В ее пользу приводятся многочисленные факты своеобразия реакций на удобрения отдельных видов, принадлежащих ко всем основным ботаническим категориям: злакам, бобовым, разнотравью. Это обстоятельство не исключает возможности в некоторых случаях объединения отдельных видов в группы по сходству их ответа на действие удобрений. Так, среди злаков и разнотравья намечается группа видов, прогрессивно повышающая продуктивность под действием NPK в течение всего периода опыта. Из бобовых тоже выделяются виды, систематически наращивающие продуктивность, но уже под действием калия, в то время как эффект внесения NPK у большинства их видов оказывается отрицательным. Все же сходство видов в перечисленных группах выражается, очевидно, лишь в общей тенденции их реакции на удобрения, тогда как конкретно количественные показатели продуктивности, а тем более ее годичная динамика, отличаются ясной индивидуальностью у каждого вида.

Подчеркивая сложность воздействия удобрений на травостой, автор пишет: «Реакция отдельных видов на удобрение — явление динамическое, зависящее от условий произрастания, возможностей обсеменения, возрастного спектра популяции, конкурентных отношений. Во многих случаях в первые годы внесения удобрений виды реагируют на них иначе, чем в последующие годы, поэтому на основании краткосрочных, особенно однолетних или даже двух-, трехлетних наблюдений можно составить неправильное представление о реакции луговых видов на удобрения» (стр. 173).

Из 12 интереснейших выводов Т. А. Работнова, которые завершают книгу, резюмируя все ее содержание, нам бы хотелось отметить 2 положения: о различиях реакции па удобрение двух типов луга и о сохранении разногодичной изменчивости на удобренных участках. Автор подчеркивает, что на более влажном участке урожай при внесении NPK возрос почти исключительно за счет злаков, а на более сухом — за счет злаков и разнотравья. Эта закономерность, видимо, общего порядка, поскольку опыты, выполненные в лаборатории геоботаники Института биологии Башкирского филиала АН СССР, дали те же результаты действия удобрений на более сухие пойменные луга в условиях степной зоны. Вероятно, в условиях остепненного луга мезофитизация, вызываемая азотом, способствует росту мезоморфного разнотравья.

Заканчивая рецензию, остается выразить глубокое удовлетворение выходом этой ценной книги, которая приоткрывает завесу над сложными и интимными процессами реакции луговых травостоев на многолетнее внесение удобрений.

*В. Н. Голубев* и *Б. М. Миркин.*

Симферопольский государственный университет и Башкирский филиал Академии наук СССР, г. Уфа.

(Получено 4 V 1973).

---

*УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.6*

## **М. В. Марков.** Агрофитоценология. Изд. Казанск. унив., 1972 г., 269 стр. Цена 85 коп.

V. P. IVANOV AND I. A. BURKIN. *M. V. MARKOV.* AGROPHYTOCOENOLOGY. 1972

Долгое время закономерности взаимоотношений между растениями фитоценозов геоботаники пытались познать путем изучения естественных растительных сообществ описательными методами. Но для того чтобы управлять жизнью растительных сообществ или создавать новые искусственные сообщества — агрофитоценозы необходимо и глубокое знание указанных закономерностей, которые могут быть раскрыты только экспериментальными методами с использованием современных методик.

М. В. Марков является одним из тех ученых, которые считают неправильным исключать из объектов исследования геоботаников агрофитоценозы, что и нашло обоснование в рецензируемой книге. В ней автор убедительно доказывает необходимость выделения самостоятельного раздела частной геоботаники — агрофитоценологии наряду с такими разделами ее, как луговедение, лесоведение, болотоведение и др. Этот раздел частной геоботаники в настоящее время только еще оформляется и должен стать теоретической основой создания искусственных посевов и посадок травянистых растений на специально выделенных и агротехнически подготовленных полях севооборота.

Автор книги правильно отмечает, что от глубины разработки основных проблем агрофитоценологии во многом зависит решение тех задач, которые были сформулированы Центральным Комитетом КПСС и Советом Министров СССР в Постановлении «О мерах по дальнейшему улучшению научно-исследовательских работ в области сельского хозяйства» (газета «Правда», 11 октября 1968 г.). Агрофитоценологический подход к исследованию искусственно создаваемых растительных сообществ, чему автор в своей книге уделил много внимания, углубляет эти исследования. М. В. Марков подчеркивает необходимость понимания посевов и посадок культурных растений как агрофитоценозов со всеми характерными для них сложными взаимоотношениями между слагающими их компонентами. Отсутствие такого подхода во многих случаях сильно снижает надежность делаемых выводов в агрономических исследованиях.

Вопрос об агрофитоценологии как теоретической основе создания искусственных посевов и посадок травянистых растений в широком плане впервые был поставлен Марковым в его докладе на 1-м Межвузовском совещании по вопросам агрофитоценологии в апреле 1967 г., проходившем в Казанском университете. Именно на этом совещании были заложены основы агрофитоценологии как раздела частной геоботаники. При этом было раскрыто содержание основного объекта изучения агрофитоценологии — агрофитоценоза, охарактеризованы методы агрофитоценологических исследований и намечены основные проблемы, разработке которых необходимо было уделить внимание в первую очередь. Все это и нашло соответствующее отражение в рецензируемой книге Маркова.

Ведущей среди намеченных проблем является проблема взаимоотношений между организмами, входящими в состав агрофитоценоза. Учет этих взаимоотношений и анализ условий жизни растений в посевах и посадках, как отмечает автор, отличает агрофитоценологические исследования посевов культурных растений от исследований опытно-агрономических. Агрофитоценологическими Марков считает лишь такие исследования, которые основываются на изучении состава, структуры и системы взаимоотношений между компонентами агрофитоценоза и его биоценотической среды.

После детального ознакомления с рецензируемой монографией мы можем поздравить М. В. Маркова с успешным решением поставленной задачи. Однако как и в любом большом деле на первых порах возможны отдельные упущения и шероховатости. Не избежал этого и автор рецензируемой книги. Например, на стр. 199, где Марков излагает историю аллелопатии, не заслуженно забыто имя нашего соотечественника Б. П. Токина, впервые открывшего еще в 1928—1930 гг. биологическое значение физиологически активных веществ — фитонцидов. Позднее выпущенная в свет работа Г. Молиша (Molisch, 1937), о которой упоминает Марков, в какой-то мере отразила идеи Токина, но без ссылки на его приоритет.

На стр. 203, в первом абзаце сверху, автор книги, ссылаясь на исследования А. М. Гродзинского, делает не совсем точный вывод, что запаханные в почву пожнивные остатки культурных растений и сорняков «почти во всех случаях. . . могут оказывать тормозящее действие» на рост и развитие последующих культурных растений. Это верно только для первого периода после запашки пожнивных остатков. С течением времени ингибирующее действие разлагающейся органической массы постепенно снижается, а затем и совсем затухает.

На стр. 218 (последний абзац) при описании роли ризосферных микроорганизмов в иммунитете растений против болезнетворных микроорганизмов совсем забыты замечательные труды Кишиневской школы микробиологов, возглавляемой Д. Д. Вердеревским.

Имеются и другие упущения и неточности, которые, однако, не снижают научного и практического значения книги и будут устранены при ее переиздании.

*В. П. Иванов* и *И. А. Буркин.*

Институт физиологии растений Академии наук СССР Москва.

(Получено 19 I 1973).

---

*УДК 019.941 : 002.01 (470.51)*

## О ФЛОРЕ УДМУРТИИ

### (К выходу из печати «Определителя растений Удмуртии»[1] и сборника «Природа Удмуртии»[2])

V. V. SENTEMOV. (A REVIEW). ON THE FLORE OF UDMURTIA. (TO THE ISSUE OF «THE HANDBOOK OF THE PLANTS OF UDMURTIA» AND THE BOOK «THE NATURE OF UDMURTIA»)

Несмотря на то, что Удмуртская АССР занимает немалую площадь — более 42 тыс. км², систематическое изучение ее флоры начато сравнительно недавно. Это может быть объяснено тем, что до 1920 г. Удмуртия не являлась самостоятельным объектом ботанических исследований, так как входила в состав Вятской губернии.

[1] Т. П. Ефимова. Определитель растений Удмуртии. «Удмуртия», Ижевск, 1972. 5 000 экз., 224 стр., 91 коп.

[2] Природа Удмуртии. Научный ред. проф. А. И. Соловьев. «Удмуртия», Ижевск, 1972. 15 000 экз., 400 стр., 1 р. 39 к.

Кроме того, до 1932 г. на территории Удмуртии не было ни одного научного учреждения, работники которого могли бы квалифицированно изучать флору республики.

Некоторые флористические исследования на территории Удмуртии были проведены П. Н. Крыловым (1885), С. И. Коржинским (1898), А. Л. Нимовицким (1906), П. В. Сюзевым (1912), В. Л. Некрасовой (1923), В. А. Поварницыным (1926), А. Л. Фокиным (1930), Л. Н. Васильевой (1930), Д. С. Аверкиевым (1936). Они проводились главным образом в окрестностях городов Глазова, Сарапула, Ижевска. Однако всех этих материалов было совершенно недостаточно для того, чтобы полно охарактеризовать флору Удмуртии.

Систематическое изучение флоры Удмуртии в ее современных границах начато в 1949 г. Т. П. Ефимовой. Результатом проведенной ею работы явилась книга «Определитель растений Удмуртии» (в дальнейшем будем называть его «Определителем») и «Список растений флоры Удмуртии», приведенный в сборнике «Природа Удмуртии» (будем называть его «Списком»).

Первый список растений Удмуртии был составлен в 1965 г. (Ефимова, 1965) и включал 885 видов. Однако за последние годы он значительно пополнился в результате находок новых заносных растений из более южных, восточных и западных областей и краев СССР, а также вследствие обнаружения ряда дикорастущих видов, которые ранее ботаниками замечены не были, несмотря на то, что на территории республики они произрастают давно. В «Списке», опубликованном в 1972 г. (Ефимова, 1972), приводится уже 927 видов растений, из них 52 вида, не найденных автором, но указанных в литературе по флоре Удмуртии (в «Списке» даны латинские и русские названия видов растений). В сборнике «Природа Удмуртии» впервые приводится библиография по флоре и растительности Удмуртии, включающая 36 названий.

«Определитель растений Удмуртии» — первое пособие для определения высших споровых и цветковых растений, произрастающих на ее территории. Следует отметить, что в широкоизвестной «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964) нет никаких указаний о флоре Удмуртии, поэтому составление регионального определителя растений Удмуртии имеет большое значение как для флористов Советского Союза, так и для ботаников Удмуртии, учителей-биологов, студентов удмуртских вузов и всех любителей природы в Удмуртии.

«Определитель» Т. П. Ефимовой охватывает все выявленные автором виды дикорастущих растений. Несколько видов растений включено в определитель на основании указаний других авторов, ранее изучавших флору Удмуртии. Автором «Определителя» эти растения не найдены, однако нахождение их на территории республики вполне вероятно. На это указывает ряд фактов. Так, указывавшиеся ранее другими авторами *Dianthus borbasii* Vandas и *Fagopyrum tataricum* (L). Gaertn. найдены за последнее время. Первый вид найден в 1968 г. у пос. Тюлькино-Пушкари (Ефимова, 1971), а второй — в 1971 г. на железнодорожной насыпи в окрестностях г. Сарапула.

Материалы в «Определителе» расположены по системе Энглера, принятой и во «Флоре СССР», а названия растений даны в соответствии с «Флорой» П. Ф. Маевского.

Флора Удмуртии представлена лесными, луговыми, водно-болотными, степными и сорными элементами. В «Определителе» приведено 912 видов из 413 родов. Все виды объединены в 94 семейства. По числу видов семейства неравноценны: сложноцветные — 102 вида, злаки — 77, осоки — 57, розоцветные — 52 и т. д. Многие растения, указанные в определителе, являются довольно редкими на территории республики и имеют ограниченное местонахождение. Это следующие виды: *Adonis sibirica* L., *Campanula sibirica* L., *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar, *Lycopodium annotinum* L., *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *Poa compressa* L., *Stipa pennata* L., *Asparagus officinalis* L., *Convallaria majalis* L., *Iris pseudacorus* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Delphinium elatum* L., *Anemone sylvestris* L. и др.

Интересными растениями являются *Cicerbita uralensis* (Rouy) Beauv., *Knautia tatarica* (L.) Litw., *Schizachne callosa* (Turcz.) Ohwi, *Carex pediformis* C. A. Mey. Два последних вида имеют на Урале и в Предуралье изолированную часть их ареала. *Anemone altaica* Fisch. имеет в пределах Удмуртии крайнюю западную границу своего распространения. Крайние северные границы ареала имеют в Удмуртии следующие виды: *Quercus robur* L., *Corylus avellana* L., *Acer platanoides* L., *Stipa pennata* L., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Cerasus fruticosa* (Pall.) Woronow, *Tilia cordata* Mill. и др.

*Pleurospermum uralense* Hoffm. не указывается во «Флоре» П. Ф. Маевского (1964).

Большую группу во флоре Удмуртии составляют адвентивные растения. Число таких видов в последнее время значительно возросло (Ефимова, 1961, 1965, 1971; Ефимова, Туганаев, 1964; Иванова, Туганаев, 1969; Сентемов, 1969).

«Определитель» снабжен большим количеством выполненных автором рисунков, имеет 3 цветные вклейки с изображением 23 видов растений, которые помогают правильному определению растений. В конце «Определителя» помещен указатель русских названий семейств, родов и видов.

«Определитель» и «Список» являются основой для составления «Флоры Удмуртии» и окажут большую помощь в дальнейшем ее исследовании. Вместе с тем как «Определитель», так и «Список» имеют ряд недостатков. Хотя «Список» содержит более полные сведения о флоре Удмуртии (927 видов), чем «Определитель» (912 видов), но в него не включен ряд видов растений, помещенных в «Определителе»: *Orchis baltica* Klinge, *Gymnadenia odoratissima* (L.) L. C. Rich., *Ulmus campestris* L., *Rumex stenophyllus* Ledeb., *Atriplex tatarica* L. и ряд других видов. Таким образом, фактическое число известных видов флоры Удмуртии больше, чем приводится в «Списке». Имеются несоответствия в русских названиях видов растений, перечисленных в «Списке» и «Определителе».



Это может привести к путанице, особенно если читатели не являются специалистами ботаниками. Так, *Atriplex nitens* Schkuhr в «Определителе» называется лебедой лоснящейся, а в «Списке» — блестящей; *Cypripedium calceolus* L. в «Определителе назван башмачком желтым, а в «Списке» — настоящим; *Ceratocarpus arenarius* L. в «Определителе» переводится как рогач, а в «Списке» как рогоплодник и т. д. Для некоторых видов в «Определителе» не указано местообитание (например, для *Orchis baltica* Klinge, *Stellaria holostea* L., *Achillea millefolium* L.).

Есть ошибки или неточности в написании фамилий (Kleinge — стр. 74, вместо Klinge; Ldb. — стр. 83, вместо Ledeb. и др.).

Как в «Определителе», так и в «Списке» отсутствуют ссылки на базионимы (например, *Dryopteris lanceolato-cristata* (Hoffm.) Alston, *Athyrium crenatum* (Sommerf.) Rupr., *Larix rossica* (Regel) Trautv., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr, *Koeleria glauca* (Schrad.) D. C.).

В «Определителе» описаны только дикорастущие растения. В него не включен ряд акклиматизированных и интродуцированных в Удмуртии видов, используемых для озеленения городов и поселков республики и для создания защитных полос вдоль железных и шоссейных дорог (например, *Acer negundo* L., *A. tataricum* L., *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim., *Syringa vulgaris* L. и др.).

При определении этих растений по «Определителю» у читателя возникнут известные трудности.

На территории Удмуртии произрастает большое число редких видов растений, подлежащих охране. Мы считаем, что не было бы лишним, если бы автор «Определителя» обратил на это внимание читателя.

При всех отмеченных недостатках и мелких упущениях «Определитель» и «Список» заслуживают самой положительной оценки. Это крайне необходимые и полезные материалы, выпуск которых следует приветствовать.

Изучение флоры Удмуртии продолжается. И нам хочется пожелать организатору этих исследований Татьяне Прокопьевне Ефимовой дальнейших успехов в проводимой работе.

*В. В. Сентемов.*

Ижевский сельскохозяйственный институт.

(Получено 20 X 1972).

---

# ХРОНИКА

УДК 727.65 : 58.006 : 006.12 : 001 (477)

## ГЕРБАРИЙ ЦЕНТРАЛЬНОГО РЕСПУБЛИКАНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР В КИЕВЕ

S. S. KHARKEVICH. THE HERBARIUM OF THE CENTRAL REPUBLICAN BOTANICAL GARDEN OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE UKRAINIAN S. S. R.

В настоящее время все большее значение приобретает гербарное дело. Это связано с расширением интродукционной деятельности ботанических садов (количество их в СССР достигло 115), с необходимостью выявления и охраны видового и формового разнообразия растительного мира, в первую очередь генофонда ценных полезных растений. Надлежащим образом этикетированный гербарный образец представляет ценнейший материал для исследований по таксономии, морфологии, анатомии, фенологии и т. п., одновременно являясь неоспоримым научным документом векового хранения. Гербарий имеет также огромное значение как справочный материал. Еще Карл Линней в «Философии ботаники» писал «herbarium praestat omni iconi» (гербарий превыше всякого рисунка).

Ботанические сады проводят обширную экспедиционную деятельность, создают живые коллекции растений (herbarium vivum) и изучают их в культуре. Поэтому следует обратить надлежащее внимание на документацию гербарными образцами собранного в полевых условиях исходного интродукционного материала, а также выращиваемых интродуцированных растений, иначе говоря — на создание гербария — «сухого сада» (hortus siccus). Но, к сожалению, в ботанических садах эта работа не всегда проводится надлежащим образом.

Создание гербария выращиваемых растений представляется совершенно необходимым для их точного определения, изучения характера и масштабов морфологической изменчивости в культуре, для научной документации коллекций. Недооценка важности сбора гербарных образцов выращиваемых растений привела к тому досадному положению, что культурная флора, в отличие от природной, крайне недостаточно представлена в гербариях нашей страны. Работники ботанических садов должны стремиться к тому, чтобы надлежащим образом представить в гербариях как природную, так и культурную флору, которые нераздельны. Разрыв между природной и культурной флорами в этом отношении недопустим, особенно при изучении полезных растений природной флоры с целью внедрения их в культуру, использования в селекционной работе и т. п.

С целью налаживания гербарного дела, в первую очередь гербарной документации растений, выращиваемых в ботанических садах, и выполняя соответствующее решение Совета ботанических садов СССР, Региональный совет ботанических садов Украины и Молдавии [1] принял решение создать в Центральном республиканском ботаническом саду АН УССР (ЦРБС) на базе основанного в 1948 г. справочного гербария центральное гербариехранилище растений, представленных в насаждениях и коллекциях учреждений региона (Гришко и др., 1959; Барбарич, 1970; Харкевич, 1971).

В связи со строительством в Киеве Ботанического сада, занимающего значительную территорию на северной границе лесостепной зоны, большой интерес вызывает изучение видового состава флоры этой территории. Это необходимо для фитоиндикации при выборе участков для создания соответствующих экспозиций и коллекций, для выявления и охраны редких видов растений, сохранившихся на этой территории, а также для изучения изменений состава флоры, особенно обогащения ее видами, вышедшими из-под влияния культуры. В Гербарии хранятся сборы, сделанные на территории сада С. С. Харкевичем, М. И. Бондарем и другими ботаниками (385 видов, 1173 листа).

[1] Региональный совет координирует деятельность 20 ботанических садов.



Сбор гербария в природе проводился главным образом во время экспедиций, имевших целью сбор семян и заготовку исходного посадочного материала для создания соответствующих участков и интродукционной работы. Гербарий собирался также с целью научной документации собранных семян и посадочного материала. Укажем хранящиеся в гербарии оригинальные коллекции, поступившие от сотрудников ЦРБС.

В Гербарии хранятся сборы из Полесья УССР: А. И. Соколовского (1947, 1949, 26 листов), С. С. Харкевича (1947—1971, 1229 листов), С. О. Илличевского (1948, 12 листов), Л. С. Крюковой (1952, 213 листов), И. И. Сикуры (1969, 51 лист) и В. Г. Собко (1970, 75 листов).

Из лесостепной зоны представлены сборы С. С. Харкевича (1947—1971, 1227 листов), Н. Е. Антонюк (1967, 301 лист, Харьковская и Донецкая области) и И. И. Сикуры (1969, 249 листов).

Степная зона представлена сборами С.О. Илличевского (1948, 75 листов), С. С. Харкевича (1952—1971, 1214 листов), Р. М. Бородиной (1967, 229 листов), В. Г. Собко (1967, 309 листов), И. И. Сикуры и Р. М. Бородиной (1967, 104 листа), ботаника-любителя А. И. Дериповой (1964—1967, 529 листов, окрестности г. Брянки Ворошиловградской обл.).

Украинские Карпаты представлены сборами С. С. Харкевича (1946—1965, 2177 листов), А. И. Соколовского (1947, 589 листов), В. И. Чопика (1958—1966, 890 листов), О. П. Крыся (1966—1971, 466 листов) и В. В. Стопканя (1969—1970, 746 листов).

Из Горного Крыма хранятся коллекции С. С. Харкевича (1952—1967, 1926 листов), И. И. Сикуры (1967, 433 листа), Л. Г. Оляницкой (1964, 111 листов), Л. С. Скворцовой (1967, 433 листа), А. И. Соколовского и Б. Е. Балковского (1962, 78 листов).

Кроме того, из оригинальных сборов на Украине следует особо отметить ценные коллекции Г. К. Смыка (1963—1964, 787 листов), собранные на Словечанско-Овручском кристаллическом кряже в Житомирской обл. и И. И. Мороз (1964—1969, 2332 листа) — на Толтровом известняковом кряже Подолии, простирающемся с севера на юг в пределах Волынской, Тернопольской, Хмельницкой и Винницкой областей, изобилующих реликтовыми и редкими видами растений. Флористическое изучение Словечанско-Овручского кряжа, проведенное Г. К. Смыком (1966), и Толтрового кряжа, проведенное И. И. Мороз (1970), показало целесообразность создания на этих территориях заповедников.

В результате экспедиций С. С. Харкевича в 1949—1971 гг., в Гербарии довольно богато представлена флора Кавказа (около 16 тыс. листов). Флора Средней Азии и Казахстана представлена сборами И. И. Сикуры (1961, 1962, 1965, 603 листа) и С. С. Харкевича (1965, 1968, 1969, 3336 листов); Горный Алтай — сборами А. Ф. Токарского (1961, 1964, 1007 листов); Дальний Восток — сборами А. А. Пироженко (1963, 1965, 412 листов) и С. С. Харкевича (1968, 624 листа).

Из оригинальных сборов в других районах следует отметить коллекции С. С. Харкевича — из Ленинградской обл. (1963, 51 лист), С. С. Харкевича и В. А. Нечитайло — из Коми АССР (1965, 195 листов), С. С. Харкевича — из окрестностей Новосибирска (1968, 223 листа) и Мурманской обл. (1968, 619 листов), И. И. Сикуры — из Прибалтики (1970, 37 листов) и Молдавии (1970, 91 лист) и С. С. Харкевича — из Южного Урала (1972, 377 листов).

Кроме того, в Гербарии хранятся небольшие коллекции Д. К. Зерова из Башкирии (1942, 30 листов) и М. Г. Попова — из Восточной Сибири (1954, 102 листа).

В Гербарии хранятся также коллекции, полученные из Финляндии, Польши, Франции, Ирака, Индии, а также гербарий шиповников из различных стран.

На ботанико-географических, экспозиционных и коллекционных участках ЦРБС представлен большой видовой состав растений и осуществляется в широких масштабах интродукционная работа. В связи с этим проводился сбор растений для гербария с целью научной документации работы и подтверждения полученных данных периодических инвентаризаций.

Ботанико-географические участки отдела природной флоры, простирающиеся на площади около 40 га, представлены коллекциями: «Леса равнинной части Украины» (сборы И. И. Гордиенко и Н. Е. Антонюк, 1251 лист); «Степи» (Р. М. Бородина, 380 листов); «Карпаты» (В. И. Чопик и В. В. Стопкань, 752 листа); «Крым» (Л. С. Скворцова, 148 листов); «Кавказ» (С. С. Харкевич и В. А. Нечитайло, 1559 листов); «Средняя Азия» (И. И. Сикура, 164 листа); «Алтай» (А. Ф. Токарский, 259 листов); «Дальний Восток» (А. В. Плетенев и А. А. Пироженко, 844 листа). Коллекции экспозиционного участка «Система высших растений», создаваемого по системе А. А. Гроссгейма, представлены сборами А. И. Соколовского, Г. К. Смыка и Н. М. Дудик (1031 лист).

Коллекции дендрария состоят из сборов М. А. Касаевой, В. Ф. Денчика, Л. А. Пениной, Н. А. Ляпуновой, В. Г. Жоголевой и Н. А. Кохно (1725 листов). Культурная флора (плодовые, пищевые, лекарственные, кормовые и технические растения) представлена сборами Н. Ф. Передерия, А. С. Гуржий, О. Е. Шередеко, М. Н. Дружининой, Н. С. Бурачинской и Е. А. Брызгалова (1775 листов).

Коллекции подчиненных ЦРБС АН УССР дендропарков представлены следующим образом: «Софиевка», г. Умань, Черкасской обл. (сборы Г. Г. Тулупия и С. Б. Сидорука, 871 лист); «Устимовка», Глобинский р-н Полтавской обл. (сейчас подчинена Всесоюзному н.-и. институту растениеводства, сборы И. Т. Чепиноги, 498 листов); «Тростянец», Ичнянский р-н Черниговской обл. (сборы Ю. К. Киричека, 174 листа); «Александрия», г. Белая Церковь Киевской обл. (сборы Б. Е. Балковского и Н. М. Грисюк, 61 лист).

В связи с решением Регионального совета ботанических садов Украины и Молдавии о создании в ЦРБС АН УССР Центрального справочного гербария растений, представленных в коллекциях ботанических учреждений региона, поступили коллекции из Донецкого ботанического сада АН УССР (384 листа) и Ботанического сада Львовского университета (154 листа).

В порядке обмена значительные коллекции переданы Институту ботаники АН УССР, Ботаническому институту АН СССР, Центральному ботаническому саду АН БССР, Гербарию Томского университета, Институту ботаники АН АрмССР, Биолого-почвенному институту Дальневосточного научного центра АН СССР, а также отправлены в Польшу, Ирак и Индию.

В Гербарии хранятся коллекции, полученные в порядке обмена или в дар, в частности от Ботанического института АН СССР (флора Средней Азии), Хабаровского召 пединститута, Кабардино-Балкарского отделения Всеросийского общества охраны природы, Института ботаники АН АрмССР, Томского университета, Института ботаники АНГрузССР, Главного ботанического сада АН СССР, Ботанического сада АН ЛатвССР, Института экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР, Сахалинского комплексного н.-и. института, Кишиневского университета, Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР, Института ботаники АН АзССР и др.

В Гербарии используется следующее оборудование: бумагорезальная одноножевая машина марки БРП-2М (изготовитель — Роменский завод полиграфических машин), электрокамера ЦНИДИ для дезинсекции вещей и книг (изготовитель — Казанский завод медицинской аппаратуры), используемая для сухой термической дезинсекции гербария при 85° в течение двух часов (по методике, разработанной Ботаническим институтом АН СССР), а также дюралевые гербарные сетки, изготовленные по специальному заказу.

Образцы растений нашиты (редко наклеены при помощи полосок бумаги) на листы размером 42×28 см. Этикетки приклеены узким внешним краем в правом нижнем углу.

Гербарные листы хранятся в видовых рубашках в завязанных картонных папках. Названия видов приведены в нижней части рубашки и легко просматриваются. Семейства расположены по системе А. А. Гроссгейма. При поступлении в Гербарий на каждую коллекцию составляется в двух экземплярах список видов в алфавите семейств с указанием количества листов. Первый экземпляр списка хранится в качестве исходного документа в Гербарии; второй экземпляр, с отметкой о приеме гербария, остается у коллектора. На основании списков ведется книга учета гербарных коллекций, количество которых достигло 204. Общее количество гербарных листов достигает почти 60 тысяч. Ведется каталог видов, хранящихся в Гербарии.

Техническая работа в Гербарии осуществляется двумя сотрудниками — инженерами. Для монтирования гербария используются садовые техники, свободные в зимнее время от полевых работ.

В 1967—1970 гг. в Гербарии выполнена по заказу Киевского областного аптекоуправления хоздоговорная работа по изготовлению 180 комплектов гербарных образцов 25 важнейших лекарственных растений. Выполнен также ряд больших заказов Укоопсоюза на изготовление справочного гербария лекарственных растений.

Гербарий широко используется сотрудниками Ботанического сада в научно-исследовательской работе для уточнения определения растений, в качестве наглядного пособия в научно-популяризаторской работе, а также для работы ботаников из других учреждений Киева и других городов.

## ЛИТЕРАТУРА


Барбарич А. І. (1970). Гербарна справа на Україні. Укр. бот. ж., XXVII, 5. — Гришко М. М., О. І. Соколовський, С. С. Харкевич. (1959). Про створення в Ботанічному саду АН УРСР довідкового гербарію рослин, вирощуваних в ботанічних садах УРСР. Вісн. Бот. саду АН УРСР, 1. — Мороз И. И. (1970). Флора Толтрового кряжа Подолии и использование ее в народном хозяйстве и для интродукции. Автореф. канд. дисс. — Смык Г. К. (1966). Флора и растительные богатства Овручско-Словечанского кряжа. Автореф. канд. дисс. — Харкевич С. С. (1971). Сучасний стан та завдання розвитку гербарної справи в системі ботанічних садів України і Молдавії. Інтродукція та акліматизація рослин на Україні (республіканський міжвідомчий збірник), 5.



*С. С. Харкевич.*

Центральный республиканский ботанический сад Академии наук УССР, г. Киев.



(Получено 26 IV 1973).





*УДК 006.3 : 581.9+581.524 (470.314+470.313)*


# ВТОРОЕ КООРДИНАЦИОННОЕ СОВЕЩАНИЕ «ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОКСКО-КЛЯЗЬМИНСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ» (Москва, 24—25 марта 1973 г.)

I. A. GUBANOV, V. S. NOVIKOV AND V. N. TIKHOMIROV. THE SECOND CONFERENCE «FLORA AND VEGETATION OF OKA-KLYAZMA WATERSHED»

В последние годы заметно оживилась работа по изучению растительного покрова Окско-Клязьминского междуречья, для краткости именуемого часто Мещерой, хотя эти понятия и неравнозначны. В исследованиях принимают участие довольно многочисленные коллективы сотрудников ряда московских, владимирских, рязанских и других научных и учебных учреждений, производственных организаций, а также отдельные лица. Координация исследований поручена Ботаническому саду Московского университета (МГУ). В феврале 1971 г. в Москве было созвано координационное совещание по данной проблеме, сыгравшее значительную организующую роль. Информация о совещании и опубликованные тезисы докладов (Губанов и Новиков, 1971; Материалы по флоре. . ., 1971) способствовали привлечению внимания к Мещере и интенсификации ботанических работ по изучению этого интересного региона.

Для подведения итогов исследований последних лет и разработки программ работ на последующие годы Ботанический сад МГУ и секция ботаники Московского общества испытателей природы (МОИП) 24—25 III 1973 провели в Москве Второе координационное совещание по изучению флоры и растительности Окско-Клязьминского междуречья. В его работе приняло участие более 70 человек, представлявших различные вузы, научно-исследовательские институты, техникумы, школы, музеи и другие учреждения и организации Москвы, Владимира, Рязани, Орехова-Зуева, Горького, Коврова, Калуги, Егорьевска и других городов и областей Нечерноземного центра.

На совещании заслушано и обсуждено 15 научных докладов и сообщений. Поскольку тезисы выступлений были заблаговременно опубликованы (Материалы Второго совещания. . ., 1973), было решено перенести часть выступлений в прения и заслушать в качестве докладов лишь основные работы.

В первый день работы совещания после краткого вступительного слова председателя секции ботаники МОИП **А. В. Благовещенского** был заслушан доклад **В. Н. Тихомирова** «Итоги и перспективы работ по изучению флоры и растительности Мещеры». Помимо изложения научных результатов, полученных экспедицией Ботанического сада МГУ, докладчик обобщил достижения других учреждений по изучению растительного покрова Окско-Клязьминского междуречья. Состояние изученности флоры района было показано на широком фоне флористических исследований, ведущихся в других районах средней полосы, а также в СССР в целом и за его пределами. В докладе отмечалась опасная скорость антропогенной и техногенной дигрессии растительного покрова Мещеры и были высказаны предложения о разработке мероприятий по охране природы.

**Ю. М. Леонидов** (Черниченка, Владимирской обл.) посвятил свое сообщение особенностям флоры левого коренного берега р. Оки. Он показал, что флора этого участка Меленковского района Владимирской области — сложный комплекс видов различной ботанико-географической природы. Вместе с тем это и один из основных очагов южных, лесостепных видов в полосе хвойно-широколиственных лесов.

Доклад **В. С. Новикова** (МГУ), сделанный от имени группы ботаников Московского университета (**В. Н. Тихомиров, И. А. Губанов, В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева**), был посвящен особенностям флоры Касимовского района Рязанской области, граничащего с юга с Меленковским районом Владимирской области. Результаты почти 4-летних исследований позволили выявить и объяснить необыкновенное флористическое богатство района, установить преобладающую роль во флоре неморальных элементов, собрать оригинальный материал для выявления коренного типа растительности данной территории, выявить роль Касимовского района как участка сосредоточения реликтовых растений, оказавшего самое серьезное влияние на формирование растительного покрова Мещерской низменности в пределах Рязанской области.

**Е. Г. Гуцина** (Рязанский пед. институт) от имени рязанских исследователей доложила об итогах изучения флоры района Солотчи. Общее число найденных здесь видов составляет в настоящее время 557. Среди новых находок заслуживают особого внимания *Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Hesperis sibirica* L., *Geranium bohemicum* L. и др.

Вот уже третий год практика по ботанике студентов Орехово-Зуевского педагогического института проходит в районах Московской Мещеры. Умелое сочетание учебных задач с научными исследованиями дало хорошие результаты. О некоторых итогах исследования флоры в окрестностях дер. Савино и пос. Мишеронский рассказала **И. В. Иванова** (Орехово-Зуевский пед. инст.). В числе интересных находок были названы *Isoetes lacustris* L. (новый вид московской флоры), *Sparganium gramineum* Georgi, *Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Carex wiluica* Meinsh., *Listera cordata* (L.) R. Br., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray и др.

**Е. В. Лукина** (Горьковский университет) доложила о флористических и фитоценологических работах, проводимых горьковскими ботаниками в Балахнинском и Дзержинском районах Горьковской области.

Заслушанные в первый день доклады вызвали оживленную дискуссию главным образом по двум вопросам: пути дальнейшей интенсификации исследований флоры и растительности междуречья и практическое решение на местах вопросов охраны природы. В частности, **Л. П. Рысин** (Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва) высказался за срочное переиздание «Определителя растений Московской области», отсутствие которого в значительной степени сдерживает и затрудняет флористические и геоботанические работы. Кроме того, он указал на необходимость подобных совещаний и предложил сделать их традиционными. Предложения Рысина поддержали Е. Г. Гущина и Е. В. Лукина. **М. П. Шилов** (Владимирское отделение института «Росгипрозем») предложил создать летнюю «геоботаническую школу» для работников геоботанических партий, занятия в которой проводили бы специалисты МГУ и других учреждений. **В. С. Новиков** (МГУ), отметив положительную роль педагогических институтов в изучении флоры и растительности междуречья, указал на необходимость проведения на местах работы по охране ботанических объектов и поддержал мнение Ю. Е. Алексеева (МГУ) о целесообразности передачи накапливаемого гербарного материала в центральные хранилища. **В. Н. Тихомиров** (МГУ) дал высокую оценку работе Ю. М. Леонидова и подчеркнул чрезвычайную важность работ, проводимых педагогическими институтами и производственными организациями. Он призвал всех исследователей флоры и растительности Окско-Клязьминского междуречья резко активизировать работы по изучению растительного покрова междуречья и организации его охраны.

Второй день совещания был открыт докладом **М. П. Шилова** об итогах научно-производственной работы геоботанической партии Владимирского отделения института «Росгипрозем». Партия провела обследование кормовых угодий ряда совхозов и колхозов Владимирской области и составила крупномасштабные карты. Много внимания в докладе было уделено вопросам охраны природы. Докладчик предложил разработать силами своего коллектива комплексный план мероприятий по сохранению ландшафтов и памятников природы Вязниковского района.

Прямым продолжением доклада Шилова явилось сообщение работников той же партии института «Росгипрозем» **А. Н. Меньшова** и **Н. А. Гладковой** «О рациональном использовании и охране флоры и растительности кормовых угодий Владимирской области». На большом фактическом материале они показали, что так называемое «коренное улучшение лугов» далеко не всегда дает нужный экономический эффект, часто вызывает разнообразные отрицательные последствия и в ряде случаев приводит к полному и необратимому разрушению сообществ.

Интересный материал о характере использования судогодских лугов местными крестьянскими хозяйствами в XVIII—XX веках содержало сообщение **А. Я. Сизоненко** (Судогда, Владимирской обл.). Изучение разнообразных архивных источников примерно за последние 200 лет позволило установить величину пастбищной нагрузки разных категорий лугов в прошлом, их урожайность, меры по предотвращению истощения сенокосов и пастбищ и т. д. О современном состоянии лугов Судогодского района рассказала **В. А. Городецкая** с коллегами (Владимирское отделение инст. «Росгипрозем»). Как выясняется, очень часто современные хозяйства игнорируют научные обоснования пастбищных нагрузок и оптимального режима использования лугов, что привело в ряде случаев к их деградации; поэтому без коренного улучшения эксплуатация таких лугов становится невозможной.

**Н. И. Герасимова** и **В. Г. Шалавин** (Всес. н.-п. институт кормов, Москва) рассказали о геоботаническом обследовании природных кормовых угодий Муромского района Владимирской области, проводимом экспедицией Всесоюзного научно-исследовательского института кормов.

Перечисленные доклады, касавшиеся геоботанического изучения кормовых угодий, вызвали оживленную дискуссию, в которой приняли участие Л. Н. Соболев (Москва), Л. П. Рысин, М. П. Шилов, Н. И. Герасимова, В. Н. Тихомиров и др. Обсуждались вопросы классификации лугов, целесообразности их коренного улучшения, способов повышения продуктивности и пр.

Проблеме охраны отдельных ботанических объектов посвятил свое выступление **А. Г. Бутряков** (г. Ковров). Около 65 видов растений предложено им для охраны в условиях Ковровского района Владимирской области.

**Л. П. Рысин** и **Г. П. Рысина** (Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва) сообщили о результатах ценопопуляционного анализа в трех типах бора в Белоомутском лесничестве Московской области. Сосновые популяции здесь нормального типа, а дуб и осина исчезают. Анализ состояния популяций привел докладчиков к выводу, что некоторые кустарники и травянистые растения также должны выпасть из состава сообществ.

О сукцессионной динамике некоторых лесных сообществ Мещеры сделал сообщение **П. А. Серегин** (Владимирский пед. институт).

Н. П. Ковальковой был зачитан доклад **М. П. Божерянова** (г. Собинка) «В защиту природы пригородных зон Мещеры (на примере растительности окрестностей г. Собинка)».

В ходе обсуждения последних четырех докладов выступили А. Я. Сизоненко, В. Н. Тихомиров, Л. П. Рысин, Н. Я. Кац (Москва), К. В. Киселева (МГУ), И. В. Каменецкая (Лаборатория лесоведения АН СССР).

В заключение участники Второго координационного совещания по изучению флоры и растительности Окско-Клязьминского междуречья приняли следующее решение:



«Заслушав и обсудив 15 научных сообщений, излагающих результаты исследований в основном за последние два года, Совещание отмечает, что со времени Первого совещания по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья (февраль 1971 г.) проведена серьезная работа по реализации его решений. Исследования флоры и растительности междуречья включены в координационный план Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», а также секции ботаники МОИП. Изучение растительного покрова междуречья, ранее начатое Ботаническим садом и Биолого-почвенным факультетом МГУ, Рязанским, Владимирским и Орехово-Зуевским пединститутами, за прошедшее двухлетие приобрело большую целенаправленность, лучше координируется, что полностью исключило дублирование и привело к достаточно интересным результатам. К изучению растительного покрова междуречья подключились некоторые другие учебные, исследовательские и производственные организации, в частности специалисты Лаборатории лесоведения АН СССР, Горьковского университета, Владимирского отделения института «Росгипрозем», Всесоюзного научно-исследовательского института кормов и др. Удалась попытка координации мест проведения учебных практик МГУ и пединститутов, что позволило удачно сочетать учебные интересы с научными исследованиями.

Несмотря на незавершенность большинства исследований, ведущихся на территории междуречья, Совещание констатирует определенные достижения в познании растительного покрова этого региона. Обнаружено много видов, ранее неизвестных в Московской, Рязанской, Владимирской областях и отдельных частях их; существенно дополнены, а в ряде случаев пересмотрены представления о распространении многих редких и интересных таксонов; описаны новые для науки виды; накоплен новый материал для дробного ботанико-географического районирования Мещеры, а также для обоснования положения Мещеры в системе природного районирования Нечерноземного центра. Существенные работы проведены по геоботаническому изучению отдельных районов Мещеры и важнейших растительных сообществ, оценке кормовых достоинств естественных угодий, смене фитоценозов в результате антропогенного воздействия и т. д.

Вместе с тем Совещание отмечает, что размах научных исследований пока недостаточно велик. Изменение растительного покрова Мещеры под влиянием хозяйственной деятельности идет такими быстрыми темпами, что задачи интенсивного и детального изучения и охраны его становятся особенно актуальными. Совещание с сожалением констатирует, что исследования ограничены пока в основном высшими растениями, в то время как обширные группы грибов, лишайников, водорослей остаются практически не затронутыми ни флористическим, ни фитоценологическим изучением.

## СОВЕЩАНИЕ ПОСТАНОВЛЯЕТ:

1. Одобрить работу, проводимую научно-исследовательскими, учебными и производственными учреждениями, а также отдельными ботаниками по изучению растительного покрова Окско-Клязьминского междуречья. Считать необходимым продолжение и интенсификацию этой работы.

2. Одобрить координационную деятельность Ботанического сада МГУ, выразившуюся в разнообразных консультациях, в помощи при выборе объектов и районов исследований, осуществляемых основными исполнителями, в проведении семинаров, определении гербария, созыве координационных совещаний, в публикации сборников и статей, отражающих результаты работы. Считать целесообразным проведение координационных совещаний и впредь.

3. Обратить внимание исследователей, занятых изучением растительного покрова Окско-Клязьминского междуречья, на необходимость энергичного продолжения и усиления работ по охране природы (выявление участков и объектов, подлежащих охране, внесение в районные и областные организации предложений по природоохранительным мероприятиям, активная пропаганда бережного отношения к природе в лекциях и местных газетах и т. п.). В частности, настоятельно рекомендовать М. П. Божерянову опубликовать зачитанный на совещании доклад в областной газете.

4. Поддержать предложение группы **М. П.** Шилова о разработке в порядке эксперимента проекта комплекса природоохранительных мероприятий в Вязниковском районе Владимирской области.

5. Просить Правление Московского отделения ВБО переиздать «Определитель растений Московской области» Б. Н. Ворошилова, А. К. Скворцова и В. Н. Тихомирова, изданный в 1966 г. и ставший почти сразу же библиографической редкостью.

6. Рекомендовать ботаникам, изучающим флору и растительность Окско-Клязьминского междуречья, оперативно передавать гербарный материал в центральные хранилища, чтобы сделать его доступным для изучения как отечественными, так и зарубежными специалистами.

7. Считать целесообразным организацию сбора и хранения геоботанических описаний (создание фитоценариев) в учреждениях, ведущих различные фитоценологические исследования (в частности, во ВНИИ кормов, Владимирском отделении института «Росгипрозем»).

Участники Совещания выражают благодарность Ботаническому саду МГУ и секции ботаники МОИП за организацию настоящего Совещания, постоянную методическую и организационную помощь учреждениям и ботаникам, работающим в области изучения растительного покрова Мещеры.

### ЛИТЕРАТУРА

Губанов И. А. и В. С. Новиков. (1971). Координационное совещание «Флора и растительность Мещеры» (1—2 февраля 1971 г., Москва). Бот. ж., 56, 9.— Материалы Второго совещания по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. (1973).— Материалы по флоре и растительности Окско-Клязьминского междуречья. (1971).

*И. А. Губанов, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров.*

Московский государственный университет.

(Получено 10 V 1973).

---



# ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 581.4+581.8]581.44 (252)582.662

## К ВОПРОСУ О ПОГЛОЩЕНИИ ВОДЯНЫХ ПАРОВ ПУСТЫННЫМИ РАСТЕНИЯМИ

V. L. VOZNESENSKY. ON THE PROBLEM WATER VAPOUR ABSORPTION BY DESERT PLANTS

В Ботаническом журнале (том 57, № 8, стр. 880—888, 1972 г.) опубликована статья В. М. Свешниковой, посвященная процессу поглощения водяных паров пустынными растениями Каракумов, который, по ее мнению, играет большую физиологическую роль. По поводу этой статьи мне хочется высказать следующие суждения.

1. Проникновение водяных паров в лист растения, в его межклетники, можно себе представить только на основании законов диффузии. Эти законы говорят о том, что газы и пары самопроизвольно передвигаются в значительных количествах только из мест с большой концентрацией их в пространства с меньшей концентрацией. Мерой концентрации водяных паров в воздухе служит их упругость, а при выровненных температурах — относительная влажность воздуха.

По данным Свешниковой, относительная влажность воздуха в Каракумах в местах ее исследований (Репетек) в ночные часы в летнее время обычно составляет 60—80% и исключительно редко поднимается до 92—95%. В то же время роса в Каракумах еще более редкое явление. В межклетниках же листа, особенно ночью (когда, по мнению Свешниковой, происходят процессы поглощения водяных паров), при значительном снижении транспирации или даже ее отсутствии, относительная влажность воздуха всегда составляет 100%. Лист растения сам по себе не обладает механизмом активного поглощения паров воды, а его температура при отсутствии транспирации соответствует температуре воздуха. Поэтому нет никаких причин, обусловливающих поток водяных паров из атмосферы в ассимилирующие органы растений.

2. Все эксперименты Свешниковой проведены в эксикаторах. Она измеряла поглощение водяных паров надземными частями растений из насыщенной водяными парами атмосферы. Таким образом, эти опыты не имеют отношения к природной обстановке в Каракумах, где чрезвычайно редко создаются условия 100%-й относительной влажности воздуха и выпадения росы.

3. Для количественной оценки физиологической роли поглощаемых водяных паров произведем простейшие арифметические расчеты, основанные на данных, характеризующих водный режим растений Каракумов (Кокина, 1935; Свешникова, Бобровская, 1970; Бобровская, 1971, 1972; Свешникова, 1972, и др.). Результаты расчетов времени использования на транспирацию поглощенной за ночь воды представлены в таблице.

Как видно из приведенных данных, никакой количественной роли поглощение водяных паров (даже из насыщенной атмосферы) не играет. Поднятый автором вопрос похож на обсуждение в недалеком прошлом «специфической роли» углекислоты, поглощаемой корнями растений, которая в данное время полностью забыта.

4. Особого замечания заслуживают заключения Свешниковой о большом поглощении водяных паров побегами *Tamarix ramossisima*. В опытах с этим растением водяные пары поглощаются не тканями побегов (как утверждает автор), а солями, откладывающимися на их поверхности. На это справедливо указывает всемирно признанный исследователь водного режима растений Вальтер (1968). В этом же труде он пишет, что « . . . процесс конденсации влаги не может способствовать улучшению снабжения водой растений» и что поглощения растениями воды из влажного воздуха не наблюдается.

Если же поглощение водяных паров растениями в пустыне действительно существует, то Свешниковой можно посоветовать провести простой опыт — срезать веточки и листочки растений, замазать пораненные места, взвесить их, оставить ночью в природной обстановке, а затем опять взвесить. Результаты таких экспериментов будут совершенно ясны и даже не потребуют статистической обработки.

Данные о водном режиме растений в условиях опытов

| Вид | Максимальная величина поглощения водяных паров в процентах к исходному сырому весу | Содержание воды в граммах на 1 г сырого веса | Максимальное количество воды в граммах, поглощаемое из атмосферы 1 г сырого веса | Типичная интенсивность транспирации в граммах на 1 г сырого веса в час | Время (в минутах) использования поглощенной за ночь воды на транспирацию |
|---|---|---|---|---|---|
| *Haloxylon aphyllum* | 10 | 0.8 | 0.08 | 0.4 | 12 |
| *H. persicum* | 7 | 0.66 | 0.046 | 0.7 | 4 |
| *Salsola richteri* | 5 | 0.76 | 0.038 | 0.4 | 6 |
| *Ammodendron conollyi* | 6 | 0.76 | 0.046 | 0.6 | 5 |
| *Calligonum caput-medusae* | 6 | 0.76 | 0.046 | 0.5 | 6 |
| *Convolvulus korolkowii* | 7 | 0.61 | 0.042 | 0.5 | 5 |
| *Heliotropium arguzioides* | 5 | 0.67 | 0.039 | 0.5 | 5 |
| *Horaninovia ulicina* | 6 | 0.7 | 0.042 | 0.5 | 5 |

ЛИТЕРАТУРА

Бобровская Н. И. (1971). О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракумы. Бот. ж., 56, 3.— (Бобровская Н. И.) Bobrovskaya N. I. (1972). Transpiration in desert plants and the factors promoting its intensity. In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. «Nauka», L.— Вальтер Г. (1968). Растительность земного шара.— Кокина С. И. (1935). Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Каракум. Проблемы растениеводческого освоения пустыни, 4.— (Свешникова В. М.) Sveshnikova V. M. (1972). New approach on water regime of the Karakum desert plants. In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. «Nauka», L.— Свешникова В. М., Н. И. Бобровская. (1970). Водный дефицит и абсорбция водяных паров надземными частями у растений Каракумов. Проблемы освоения пустынь, 5.

*В. Л. Вознесенский.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 V 1973).

---

*Vol. LVIII* November, 1973 *№ 11*

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

**L. I. Malyshev.** Floristic subdivision on the basis of quantitative characters . . 1581

**N. S. Woronin, N. V. Woronkina** and **M. M. Lodkina.** Root apex structure in *Gnetales* . . . . 1589

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . . 1697

**T. A. Antropova.** On the significance of plasmolytic choice in the estimation of thermoresistance of mosses. (1597).

REPORTS . . . . 1603

**E. M. Lavrenko.** On some structural peculiarities of plant communities of Central-Asiatic steppes. (1603). — **A. V. Galanin.** Ecologo-coenobiotic elements of concrete flora (their distinguishing and analysis). (1608). — **K. V. Nikolayeva-Prokhorova** and **V. T. Shalandina.** Comparison of contemporary composition of coniferous and broadleafed forests in the Tatar A.S.S.R. with subfossil spore-pollen spectra. (1619). — **I. A. Shilkina.** On the xylem anatomy of the genus *Punica* L. (1628). — **V. V. Ponomarenko.** Botanic-geographical and taxonomical data on *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. (1630). — **V. V. Boczantzeva.** *Thalictrum minus* L. s. lat. of the U.S.S.R. European part. (1641). — **N. P. Starshova** and **M. P. Solntseva.** To the characteristic of the embryo sac of *Phellodendron amurense* Rupr. (1644). — **T. V. Gerasimenko** and **O. V. Zalensky.** Diurnal and seasonal dynamics of photosynthesis in plants of Wrangel Island. (1655). — **R. Ya. Abuzyarova.** The pollen of palm *Nipa* Thunb. in paleogen deposits in Shintuzay (Central Kazakhstan). (1657). — **A. A. Malyshev.** Changs of growth processes in plants in mountains caused by sharp alterations of ecological conditions. (1669)

REVIEWS . . . . 1674

**V. N. Golubev** and **B. M. Mirkin.** *T. A. Rabotnov.* The influence of mineral fertilizers on meadow plants and meadow phytocoenoses. 1973. (1674). — **V. P. Ivanov** and **I. A. Burkin.** *M. V. Markov.* Agrophytocoenology. 1972. (1676). — **V. V. Sentemov.** (A review). On the flora of Udmurtia (to the issue of «The handbook of the plants of Udmurtia» and the book «The nature of Udmurtia»). (1677).

CHRONICLE . . . . 1680

**S. S. Kharkevich.** The Herbarium of the Central republican botanical garden of the Academy of Sciences of the Ukrainian S. S. R. (1680). — **I. A. Gubanov, V. S. Novikov** and **V. N. Tikhomirov.** The Second conference «Flora and vegetation of Oka-Klyazma watershed». (1683).

LETTERS TO THE EDITOR . . . . 1687

**V. L. Voznesensky.** On the problem water vapour absorption by desert plants. (1687).

## СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

**Л. И. Малышев.** Флористическое районирование на основе количественных признаков . . . 1581

**Н. С. Воронин, Н. В. Воронкина и М. М. Лодкина.** Строение апекса корня *Gnetales* . . . 1589

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 1597

**Т. А. Антропова.** Значение выбора плазмолитика для определения теплоустойчивости клеток мхов плазмолитическим методом. (1597).

СООБЩЕНИЯ . . . 1680

**Е. М. Лавренко.** О некоторых особенностях структуры растительных сообществ центральноазиатских степей. (1603). — **А. В. Галанин.** Экологоценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ). (1608). — **К. В. Николаева-Прохорова** и **В. Т. Шаландина.** Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами. (1619). — **И. А. Шилкина.** К анатомии древесины рода *Punica* L. (1628). — **В. В. Пономаренко.** Ботанико-географические и таксономические данные о *Malus sachalinensis* (Kom.) Juz. (1630). — **В. В. Бочанцева.** *Thalictrum minus* L. s. lat. европейской части СССР. (1641). — **Н. П. Старшова** и **М. П. Солнцева.** К характеристике зародышевого мешка *Phellodendron amurense* Rupr. (1644). —**Т. В. Герасименко** и **О. В. Заленский.** Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений острова Врангеля. (1655). — **Р. Я. Абузярова.** Пыльца пальмы *Nipa* Thunb. в палеогеновых отложениях Шинтузсая (Центральный Казахстан). (1667). — **А. А. Малышев.** Изменение ростовых процессов у растений в горах при резкой смене экологических условий. (1669).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 1674

**В. Н. Голубев** и **Б. М. Миркин.** *Т. А. Работнов.* Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. 1973. (1674). — **В. П. Иванов** и **И. А. Буркин.** *М. В. Марков.* Агрофитоценология. 1972. (1676). — **В. В. Сентемов.** (Рецензия). О флоре Удмуртии (к выходу из печати «Определителя растений Удмуртии» и сборника «Природа Удмуртии»). (1677).

ХРОНИКА . . . 1680

**С. С. Харкевич.** Гербарий Центрального республиканского ботанического сада Академии наук Украинской ССР в Киеве. (1680). — **И. А. Губанов, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров.** Второе координационное совещание «Флора и растительность Окско-Клязьминского междуречья». (1683).

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ . . . 1687

**В. Л. Вознесенский.** К вопросу о поглощении водяных паров пустынными растениями. (1687).

## ВНИМАНИЮ МИКОЛОГОВ

Международная микологическая ассоциация (International Mycological Association) организовала постоянный Номенклатурный комитет для изучения вопросов применения Международного кодекса ботанической номенклатуры к названиям грибов и лишайников, а также для подготовки предложений по изменению Кодекса к XII Международному ботаническому конгрессу 1975 г.

Часть этих вопросов уже была намечена I Международным микологическим конгрессом в Эксетере в 1971 г., а именно:

1) о пересмотре статьи 59 Кодекса о плеоморфных грибах;
2) о применении живого материала в качестве типового;
3) о регистрации новых названий и предложений о консервации;
4) об установлении единых исходных дат номенклатуры;
5) о положениях для внутривидовых таксонов, которые в настоящее время не рассматриваются Кодексом.

Могут возникнуть и другие вопросы, заслуживающие изучения.

Микологи, интересующиеся как названными, так и другими вопросами номенклатуры грибов и лишайников и желающие участвовать в подготовке предложений к XII Международному ботаническому конгрессу 1975 г. через Международную микологическую ассоциацию, могут сообщить об этом (с указанием интересующих их вопросов) Председателю секретариата Номенклатурного комитета Международной микологической ассоциации Р. П. Корфу (R. P. Korf, Chairman, Nomenclature Committee Secretariat, I. M. A., Cornell University, Ithaca, N. Y. 14850, U. S. A.) для получения дальнейшей информации.

Микологи, желающие направить свои подготовленные соответствующим образом предложения, касающиеся номенклатуры грибов и лишайников, непосредственно в Номенклатурную секцию XII Международного ботанического конгресса 1975 г., могут посылать эти предложения Главному докладчику по номенклатуре Ф. А. Стафлё (F. A. Stafleu, Rapporteur-général, International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature, Tweede Transitorium, Uithof, Utrecht, Netherlands) в срок до 1 июля 1974 г.

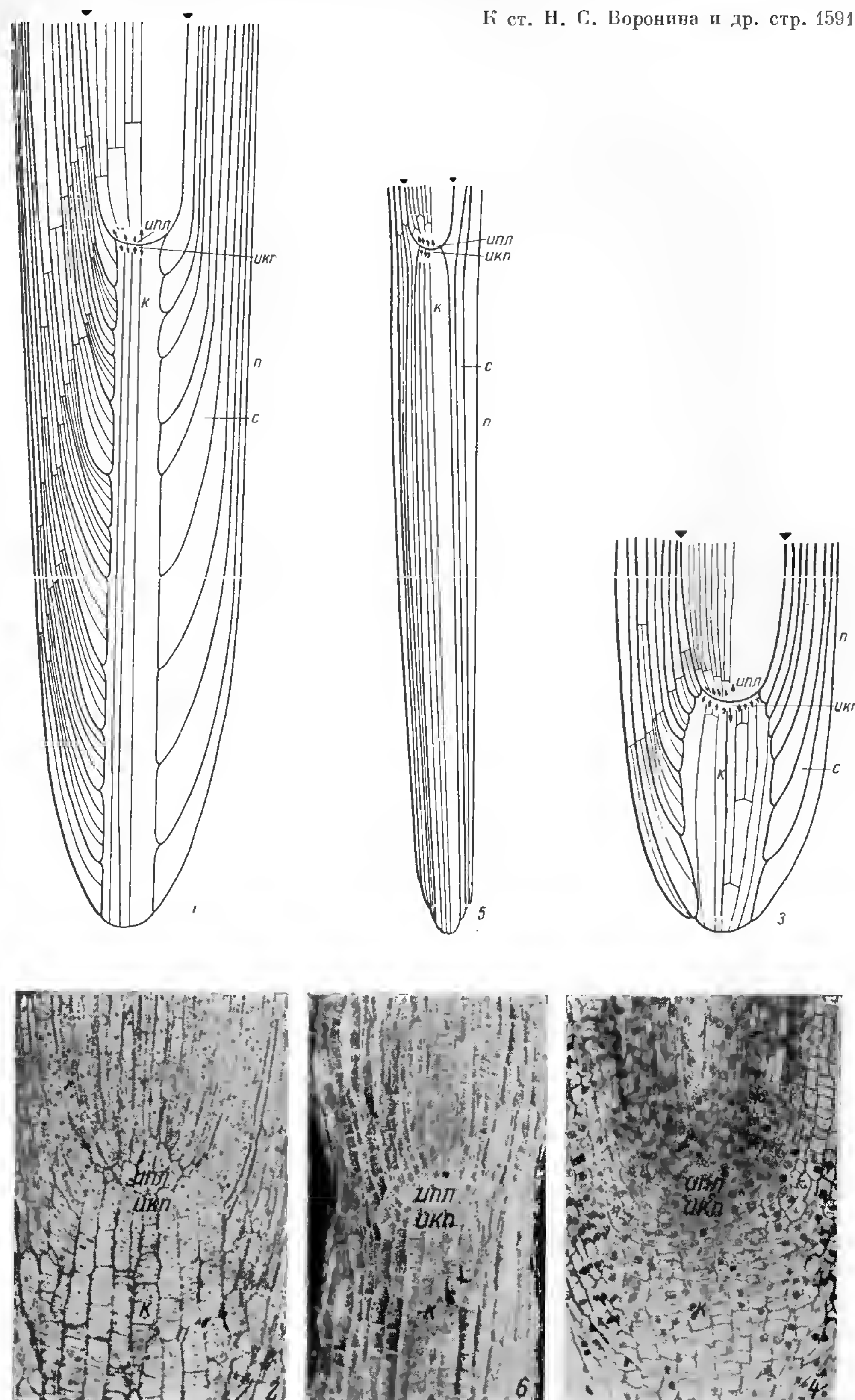
Консультация по оформлению номенклатурных предложений по микологии может быть, при надобности, получена у члена президиума Комиссии по номенклатуре растений Всесоюзного ботанического общества Б. П. Василькова (197022, Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Отдел низших растений).

Ленинград.

*Комиссия по номенклатуре растений Всесоюзного ботанического общества.*

### К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Редакция «Ботанического журнала» просит авторов таксономических работ при цитировании в тексте литературных источников использовать сокращения, принятые в «Новостях систематики высших растений».




Строение апикальных меристем корня *Gnetales.*

*1* — схема строения апекса корня *Welwitschia mirabilis* Hook f. (в правой части строение показано более детально); *2* — апикальная часть корня вельвичии на продольном срезе; *3* и *4* — то же у *Gnetum gnemon* L.; *5* и *6* — то же у *Ephedra andina* Poepp. *ипл* — зона инициальных клеток плеромы, *икп* — общая инициальная зона для колумеллы (*к*) и периферической области чехлика и коры (*п*); с — сектор, связывающий колумеллу с корой, *треугольниками* показана граница между стелой и корой корня.



Таблица I

*Punica granatum* L.

*1* — поперечный срез, ×110; *2* — тангентальный срез, ×240; *3* — радиальный срез, ×300; *4* — членик сосуда с клювиком (мацерация), ×300; *5* — тангентальный срез: членик сосуда с клювиком, межсосудистая поровость, ×450; *6* — радиальный срез: поры между стенками лучевых клеток и сосудов, ×450.



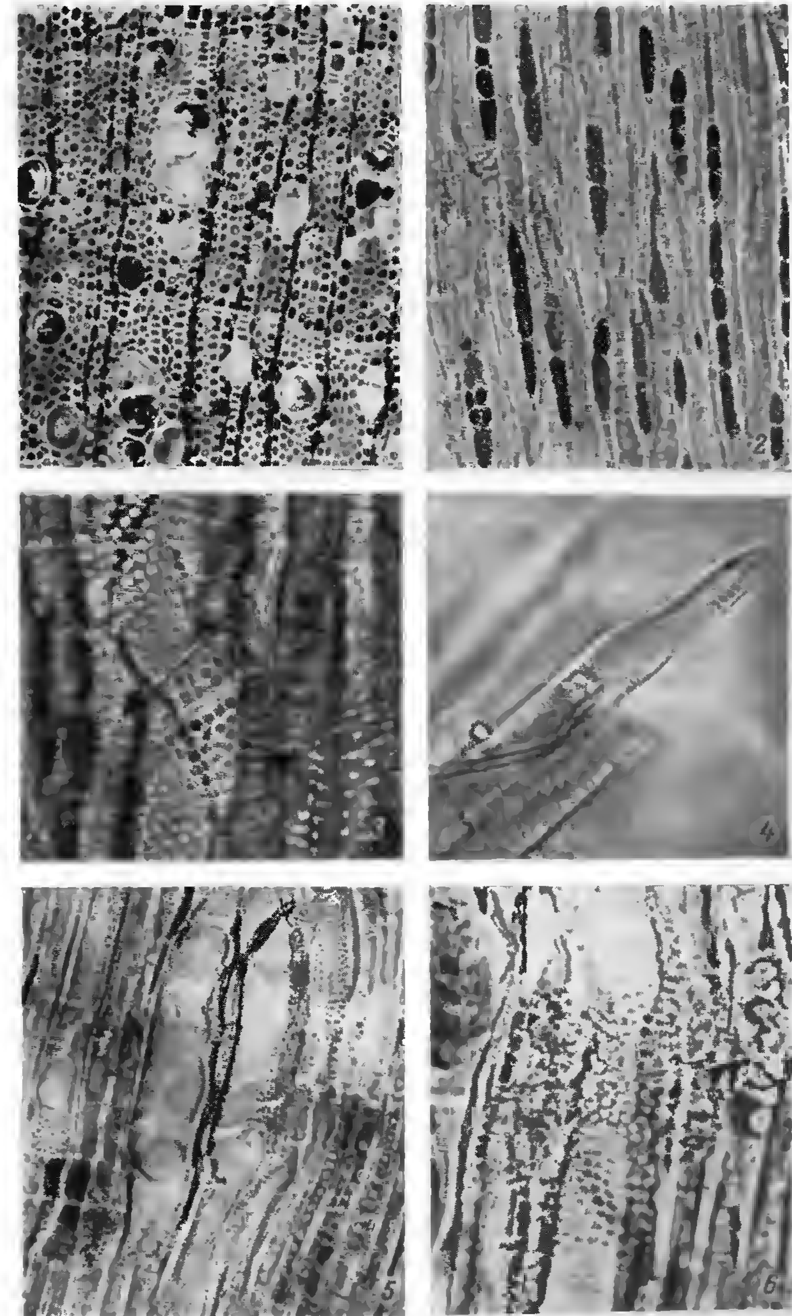
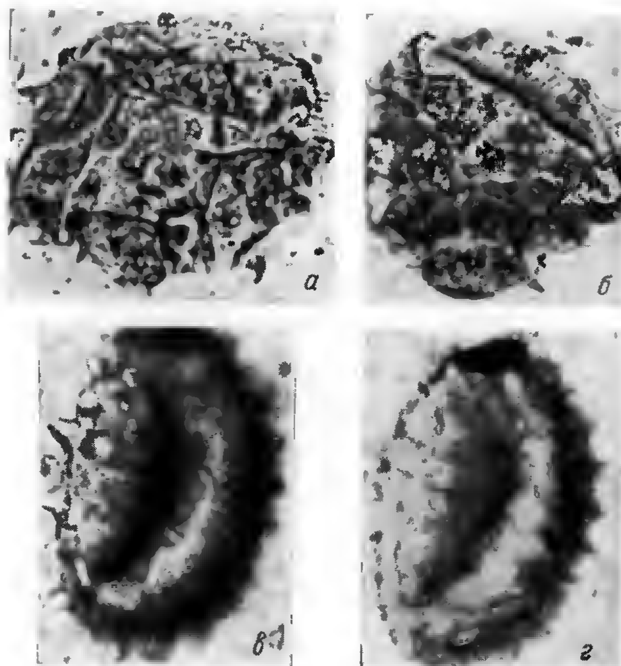


Таблица II

*Punica protopunica* Balf. f.

*1* — поперечный срез, ×110; *2* — тангентальный срез, ×240; *3* — тангентальный срез: членики сосуда и межсосудистая поровость, ×450; *4* — членик сосуда с простой перфорацией и длинным клювиком, ×300; *5* — радиальный срез, ×240; *6* — радиальный срез: поры между стенками лучевых клеток и сосудов, ×450.

К ст. Р. Я. Абузяровой стр. 1667




Таблица

Пыльцевые зерна *Nipa turkmenica* Gladk. ×1000. Низы палеогена. Шинтузсай (Центральный Казахстан).

*а*, *б* — полярное положение; *в*, *г* — положение, близкое экваториальному (продольная проекция).

*Адрес редакции «Ботанического журнала»:*
***199164**. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1*
*Ленинградское отделение издательства «Наука»*

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *А. А. Гинзбург* и *Л. Б. Жукоборская*

Сдано в набор 7/VIII 1973 г. Подписано к печати 17/X 1973 г. Формат бумаги 70×108[1]/16.
Печ. л. 7+2 вкл. (1/4 печ. л.)=10.15 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 11.64. Тип. зак. 511. М-05867
Тираж 2542.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12